

# Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodiliden-Extremitäten

## Inaugural-Dissertation

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Freiburg in der Schweiz  
zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

**P. Ludwig Knüsel O.S.B.**

aus Rotkreuz (Zug)

# Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodiliden-Extremitäten

## Inaugural-Dissertation

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Freiburg in der Schweiz  
zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

**P. Ludwig Knüsel O.S.B.**

aus Rotkreuz (Zug)

Auf Antrag der Herren Professoren J. KÄLIN und P. COULOUMA von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Freiburg in der Schweiz angenommen.  
*Freiburg*, den 15. Juli 1944.

*Der Dekan: J. TERCIER.*

# Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodiliden-Extremitäten

von

P. Ludwig Knüsel O.S.B.

(Rotkreuz)

(Zoologisches Institut der Universität Freiburg)

Mit 14 Tafeln und 30 Textfiguren

## Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung . . . . .	5
II. Bau und Entwicklung der Krallen	
A. Historisches . . . . .	8
B. Eigene Untersuchungen	
1. Beschreibung des äußern Habitus . . . . .	10
a) Ausgangsstadium . . . . .	10
b) Schwielenstadium . . . . .	11
c) Endstadium . . . . .	17
2. Untersuchung der Schnittserien	
a) Ausgangsstadium . . . . .	18
b) Schwielenstadium . . . . .	19
c) Endstadium . . . . .	29
d) Vergleich mit Amphibien und Schildkröten . . . . .	31
3. Zur vergleichenden Anatomie der Krallen . . . . .	33
III. Zur Ontogenese des Autopodiums	
A. Historisches . . . . .	41
B. Eigene Untersuchungen . . . . .	43
IV. Zur Ossifikation des Extremitätenskelettes . . . . .	60
V. Hyperphalangie . . . . .	62
VI. Proportionen . . . . .	65
VII. Zur biologischen Anatomie der Fortbewegung . . . . .	77
VIII. Zusammenfassung der Resultate . . . . .	82
IX. Literaturverzeichnis . . . . .	85





## I. Einleitung

Die Einpassung des Organismus in bestimmte Bedingungen des Lebensraumes zeigt gesetzmäßige Beziehungen zwischen Form und Funktion. Sie kommt in anatomischen Konstruktionen zum Ausdruck, die bei Wirbeltieren an den Extremitäten zum Teil besonders auffallend sind. Während aber die Extremitäten der Säuger und Vögel durch Böker (1927, 1929, 1935) u. a. nach verschiedenen, zum Teil auch »funktionsmorphologischen« Gesichtspunkten bearbeitet sind, ist das Cheiropterygium der Amphibien und Reptilien in diesem Zusammenhang verhältnismäßig wenig behandelt worden. Zwar wurden unter den letzteren die Crocodiliden bereits Gegenstand einiger Untersuchungen über Bau und Funktion der Extremitäten. Aber die bisherigen Arbeiten lassen erkennen, daß für morphologische wie funktionelle Analysen hier noch manche Frage offen bleibt, Fragen, deren Beantwortung im Hinblick auf das reiche Material fossiler Crocodiliden und die namentlich durch die von von Huene, Nopsca, Koken, Fraas, Lydeker u. a. angestellten stammesgeschichtlichen Betrachtungen auch berechnete phylogenetische Deutungen erwarten lassen. Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es, dazu an Hand des wertvollen Materials, das mir zur Verfügung stand, einen Beitrag zu liefern. Die Untersuchungsobjekte sind mir von Herrn Professor Dr. J. Kälin vermittelt worden. Ich möchte ihm an dieser Stelle für seine Liebenswürdigkeit und das Interesse, welches er der Arbeit entgegenbrachte, sowie für seine Hilfe recht herzlich danken.

Zur Untersuchung der Extremitätenproportionen (pg. 65) hat mir Herr Prof. Kälin ein noch unveröffentlichtes Zahlenmaterial zur Verfügung gestellt, das er vor längerer Zeit durch Messungen an Skeletten der Zoologischen Staatssammlung München (Herpetolog. Abteilung) und an der Sammlung des Zoologischen Institutes der Universität Tübingen gewonnen hatte. Dazu gesellen sich noch die Maße, welche Prof. Kälin für mich am Acrometapodium eines Exemplars von *Myriosaurus bollensis* Cuv. im Naturhistorischen Museum der Stadt Winterthur feststellte. Den Leitern der genannten Sammlungen, Herrn Professor Dr. L. Müller-Mainz (München), Herrn Professor Dr. W. Harms (Tübingen) und Herrn Professor Dr. G. Geilinger (Winterthur) sei ebenfalls mein aufrichtiger Dank ausgesprochen.

Durch ein freundliches Entgegenkommen von Herrn Professor Dr. B. Peyer, Direktor des Zoologischen Museums der Universität Zürich, konnten eine röntgenologische Untersuchung an *Crocodylus americanus* Laur. und außerdem Messungen an zwei Skeletten der genannten Sammlung durchgeführt werden. Es sei mir gestattet, Herrn Professor Dr. B. Peyer auch an dieser Stelle für sein großes Entgegenkommen den besten Dank auszusprechen. Herrn Dr. Mengis sel. verdanke ich die erwähnten Röntgenauf-

nahmen. Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Direktor F. Hofmann vom Zoologischen Garten Zürich, dessen Entgegenkommen es mir ermöglichte, die Bewegungen eines *Alligator mississippiensis* Daud. im Film festzuhalten, ferner Herrn Prof. Dr. J. Ihle, Amsterdam, sowie Herrn Prof. Dr. H. Krieg, München, für einen Teil des embryologischen Materials; Herrn Dr. O. Büchi, Konservator des Naturhistorischen Museums Freiburg, danke ich für die Überlassung von zwei juvenilen Exemplaren von *Alligator mississippiensis* Daud und für die Möglichkeit, in der ihm unterstellten Sammlung das Skelett eines *Crocodylus porosus* Schneid. zu messen.

Zur Untersuchung wurde hauptsächlich das in Tabelle 1 folgende Material verwendet:

Tabelle 1

Art	Nummer	Herkunft	Rumpflänge*
<i>Crocodylus porosus</i> Schneid.	Nr. 1 **	Geschenkt von Prof. Dr. Ihle, Amsterdam	17 mm
<i>Crocodylus porosus</i> Schneid.	Nr. 2 **	Geschenkt von Prof. Dr. Ihle, Amsterdam	8 mm
<i>Crocodylus porosus</i> Schneid.	Nr. 3	Zool. Institut Freiburg	6,4 cm
<i>Crocodylus porosus</i> Schneid.	Nr. 4 **	» » »	37 mm
<i>Crocodylus porosus</i> Schneid.	Nr. 5	Naturhist. Museum Freiburg	70 cm
<i>Crocodylus porosus</i> Schneid.	Nr. 6	Zool. Institut Freiburg	6,7 cm
<i>Crocodylus cataphractus</i> Cuv.	Nr. 1	» » »	6,8 cm
<i>Alligator mississippiensis</i> Daud.	Nr. 1	» » »	6,1 cm
<i>Alligator mississippiensis</i> Daud.	Nr. 2	» » »	7,2 cm
<i>Alligator mississippiensis</i> Daud.	Nr. 3	» » »	10 cm
<i>Alligator mississippiensis</i> Daud.	Nr. 4	Zool. Museum der Universität Zürich	27 cm
<i>Caiman crocodilus</i> Laur.	Nr. 1 **	Geschenkt von Prof. Dr. H. Krieg, München	13 mm
<i>Caiman crocodilus</i> Laur.	Nr. 2 **	Geschenkt von Prof. Dr. H. Krieg, München	11 mm
<i>Caiman crocodilus</i> Laur.	Nr. 3 **	Geschenkt von Prof. Dr. H. Krieg, München	14 mm
<i>Caiman crocodilus</i> Laur.	Nr. 4 **	Geschenkt von Prof. Dr. H. Krieg, München	11 mm
<i>Caiman crocodilus</i> Laur.	Nr. 5 **	Geschenkt von Prof. Dr. H. Krieg, München	17 mm
<i>Caiman crocodilus</i> Laur.	Nr. 6 **	Geschenkt von Prof. Dr. H. Krieg, München	20 mm
<i>Caiman latirostris</i> Daud.	Nr. 1	Zool. Institut Freiburg	5,3 cm
<i>Caiman latirostris</i> Daud.	Nr. 2	» » »	5,3 cm
<i>Melanosuchus niger</i> Spix	Nr. 1	» » »	30 mm
<i>Tomistoma schlegeli</i> S. Müller	Nr. 1	Zool. Museum der Universität Zürich	105 cm
<i>Gavialis gangeticus</i> Gmelin	Nr. 1	Zool. Institut Freiburg	8,9 cm

\* = Abstand der Mittelpunkte von den Ansatzstellen der vorderen und hinteren Extremität (bei Embryonen in Millimetern, im übrigen in Zentimetern). \*\* = Embryo.

Zur Untersuchung der Krallen wurden im weitem zwei Exemplare von *Podocnemys unifilis* Trosch. (Nr. 1 und Nr. 2) und je ein Exemplar von *Trionyx sinensis* Wgm., *Onychodactylus japonicus* Houtt. und *Xenopus laevis* Daud. bearbeitet.

## Technik

Über die Fixierung der vorliegenden Embryonen ist im allgemeinen nichts bekannt. Soweit das Material zu Schnittserien verarbeitet wurde, kam es zur Hauptsache für die Entkalkung in Salpetersäure und wurde mit Natriumsulfat weiter behandelt. (Romeis § 1613.)

Die Einbettung erfolgte bei ältern Embryonen über Methylbenzoat-Celloidin, Benzol und Benzol-Paraffin (1 : 1). Stärker verhornte Krallen wurden von 96-prozentigem Alkohol in Cedernholzöl überführt, bis sie ganz durchsichtig waren (2 bis 6 Tage). Darauf kamen diese Objekte in Cedernholzöl-Paraffin (1 : 1). Beim Schneiden der Krallen erwies es sich als notwendig, dorsoventrale Schnittrichtung zu wählen. Zur Streckung der Schnitte wurde das de Ruytersche Verfahren angewendet. (Romeis § 547.)

Die angewandten Färbemethoden werden im folgenden bei Besprechung der einzelnen Objekte mitgeteilt. Zur Untersuchung der Ossifikation wurden die entkalkten Teile der Extremitäten einiger juveniler Exemplare in Celloidin eingebettet. Nach Entwässerung in absolutem Alkohol (2 Tage) kamen die Objekte für einen Tag in eine Mischung von Äther-Alkohol (1 : 1) und darauf je zwei Tage in eine Äther-Celloidin-Lösung von 2 %, 4 % und 8 %. Die Dicke der Schnitte betrug bei diesen Objekten 30—45  $\mu$ . Sie wurden mit Hansenschem Hämatoxylin und Eosin gefärbt.

Ein Teil der Objekte wurde nach der Methode Lundvall (1927) (Romeis § 1596) zu Aufhellungspräparaten verarbeitet, wobei an Stelle von Toluidinblau Methylgrün zur Färbung des Knorpels zur Verwendung kam.

Außerdem wurden Krallenschliffe hergestellt und nach Aufhellung in Cedernholzöl in Kanadabalsam eingebettet.



## II. Bau und Entwicklung der Krallen

### A. Historisches

Obgleich schon Rathke (1866) sich mit der Entwicklung der Kralle bei den Crocodiliden beschäftigte, brachten doch erst die klassischen Arbeiten von Boas (1884, 1894), Gegenbaur (1885) und Goepfert (1898) mehr Licht in den Bau und in die Entwicklung dieses Integumentalorganes.

Über die Ontogenese der Krallen bei Crocodiliden konstatierte Rathke, daß sich an den Finger- und Zehenstrahlen der Embryonen »Anschwellungen der Nägel« finden. Er untersuchte Embryonen von *Alligator mississippiensis* DuRoi, *Caiman crocodilus* Laur. und einem Glattnasikaiman (Gattung *Paleosuchus*). Rathke stellte fest, daß bei jüngeren Embryonen die erwähnten »Anschwellungen« regelmäßig vorn und hinten an den ersten drei Strahlen vorkommen, während sie bei älteren Embryonen auch fehlen können. Der betreffende Strahl sei dann etwas kürzer geworden. Bei *Crocodylus* konnte er eine entsprechende Bildung nicht feststellen. Nach Rathke bestehen die »Anschwellungen« aus polyedrischen Zellen. In den äußeren Schichten fehle diesen Zellen der Kern. Da die »Anschwellungen« wieder rückgebildet werden, nimmt Rathke als wahrscheinlich an, daß »von den Zellen der angeschwollenen Stelle des Nagels die meisten sich ablösen und abfallen, die übrigbleibenden aber vertrocknen, verhärten und sich abplatten«.

Eine ähnliche epidermale Bildung fand auch Voeltzkow (1899) bei *Crocodylus porosus* Schneider aus Madagascar. »Sie erinnert in ihrer Form sehr an die Verbreiterung der Zehen der Laubfrösche und kann wohl am besten als Hufform bezeichnet werden.« Die erwähnte Anschwellung findet sich gut ausgebildet an den Strahlen 1 bis 3, während Strahl 4 und 5 nur leichte Andeutungen davon zeigen. Die »hufförmige« Bildung kommt zustande durch eine starke Wucherung der Epidermis. Das Stratum germinativum zeigt hier in der Tiefe pallisadenförmige Zellen. Nach außen werden die Zellen des Stratum germinativum schrittweise abgeplattet und gehen allmählich ohne sichtbare Grenzen in das Stratum corneum über. Ein Gegensatz zwischen dem Bereich der Krallenplatte und dem der Krallensohle kann nicht festgestellt werden. Dagegen zeigt sich im Längsschnitt eine dorsale, querlaufende Furche, durch welche eine anteroventrale Partie der Krallenanlage von der übrigen dorsalen Region oberflächlich abgesetzt wird. Die anteroventrale Partie ist stärker ausgebildet und ihre Verhornung intensiver.

Auffallend ist der Reichtum an Blutgefäßen im subcutanen Bindegewebe an den Spitzen der Endphalangen.



Die Rückbildung beginnt nach Voeltzkow zu einer Zeit, da die Hornschuppen entwickelt werden und der Krallenwall stärker hervortritt. Die »Krallenplatte« (von Voeltzkow pg. 104 irrtümlich als »Krallensohle« bezeichnet) neige sich dabei ventral und drücke die »Krallensohle« zusammen, wobei die Grenze zwischen ihnen immer weiter ventralwärts verschoben werde. Infolgedessen nehme der relative Umfang der »Krallensohle« ab. Die polsterförmige Anschwellung der letzteren zeigt jetzt ein zerrissenes, mazeriertes Aussehen. Die »Krallenpolster« sollen durch Gebrauch abgenutzt oder kurz vor dem Schlüpfen abgestoßen werden, so daß vom gesamten Material der »Krallensohle« nur eine verhältnismäßig dünne Hornlage übrigbleibe.

Die Verhornung der »Krallenplatte« beginnt nach Voeltzkow an deren Spitze und zwar in einem Stadium, wo die »Krallensohle« noch das terminale Ende der ganzen Anlage bildet.

Die Wachstumsrichtung der Krallenanlage ist nach Voeltzkow ursprünglich senkrecht zur Oberfläche, später aber, »wenn sich eine unnachgiebige Hornhülle auszubilden beginnt«, werde im Bereich der Krallenplatte das Wachstum schräg nach vorn gerichtet und verlaufe im vordersten Teil parallel der Längsachse des Strahles. Das Stratum Malpighii hat sich am terminalen Ende der Krallenplatte verstärkt und in eine Spitze ausgezogen. Damit könnte nach Voeltzkow vielleicht die Ausbildung des bei Altieren gut entwickelten »Ausfüllungshornes« zusammenhängen.

Schon Voeltzkow hat die Vermutung ausgesprochen, daß die hufförmigen Stadien in der Entwicklung der Crocodiliden-Krallen stammesgeschichtliche Bedeutung haben könnten. Er weist darauf hin, daß sich unter den Dinosauriern, »den ältesten Verwandten der Crocodiliden«, besonders bei den *Iguanodontidae* Formen finden, bei denen die beiden mittleren Endphalangen eine schaufelförmige Erweiterung zeigen.

In diesem Zusammenhang sind nun die eocänen Crocodiliden des Geiseltales bei Halle an der Saale von größter Bedeutung; denn an dem von O. Kuhn (1938) beschriebenen *Weigeltisuchus geiselensis* kommen Endphalangen vor, die unzweifelhaft hufförmige Verbreiterungen aufweisen. In ihrer Ausbildung erinnern sie an die Verhältnisse bei gewissen Ornithischiern und Ungulaten.

Göldi (1900) berichtet, daß er die »hufförmige Verbreiterung an den Krallen der Alligator-Embryonen« schon 1894 festgestellt habe. Er beschrieb sie als eine »häutige Scheide, die die zukünftige Kralle vollständig umschließt«. Göldi verweist auch auf die »hufeisenförmige« Verbreiterung an den Krallen der Embryonen gewisser Nagetiere.

## B. Eigene Untersuchungen

Die Untersuchungen stützen sich auf folgendes Material (vgl. Tabelle 1, pg. 6):

Embryonen: *Caiman crocodilus* L a u r. Nr. 2 und 6  
*Crocodylus porosus* S c h n e i d. Nr. 1, 2 und 4  
*Melanosuchus niger* S p i x. Nr. 1

Jungtiere: *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2  
*Crocodylus porosus* S c h n e i d. Nr. 6  
*Crocodylus cataphractus* C u v. Nr. 1  
*Alligator mississippiensis* D a u d. Nr. 2 und 3  
*Podocnemys unifilis* T r o s c h. Nr. 1 und 2  
*Trionyx sinensis* W g m.

Außerdem standen mir Exemplare von *Xenopus laevis* D a u d. und *Onychodactylus japonicus* H o u t t. zur Verfügung, beide Formen aus der Sammlung des Zoologischen Institutes der Universität Freiburg.

Die erwähnten Objekte wurden vor allem zu Schnittserien verarbeitet. Zur Färbung wurde hauptsächlich Pikronigrosin nach U n n a (R o m e i s § 2269) verwendet. Zur Kernfärbung kam Haemalaun nach P. Mayer (R o m e i s § 651), zur Prüfung auf das eventuelle Vorhandensein von Schleimzellen Coelestinblau (R o m e i s § 2035), Thionin (R o m e i s § 2033) und Mucikarmin (R o m e i s § 2025) in Anwendung.

### 1. Beschreibung des äußern Habitus.

Im Laufe der Ontogenese vollziehen sich starke Veränderungen im äußern Habitus der Krallenanlage. Dabei können wir an unserem Material drei verschiedene Stadien unterscheiden:

- a) Das Ausgangsstadium. Die Krallenanlage ist als solche noch nicht erkennbar.
- b) Das Schwielenstadium mit vielfach deutlicher »Hufform«.
- c) Das Endstadium mit typischer Krallenform.

#### a) A u s g a n g s s t a d i u m.

Das Autopodium zeigt vorn und hinten die allgemeine Schaufelform des Tetrapoden-Autopodium. Der Randsaum der Schaufel ist leicht verstärkt.

Als einziger Vertreter dieses Stadiums wurde ein Embryo von *Crocodylus porosus* S c h n e i d. (Nr. 2) untersucht. An der Schaufel der Vorderextremität heben sich bereits die Anlagen der mittleren Fingerstrahlen als leichte Wölbungen ab (Taf. 1 Fig. 1).

## b) Schwielenstadium.

Im weitem Verlauf der Ontogenese werden die zwischen den einzelnen Strahlen liegenden Gewebepartien immer mehr rückgebildet, und es findet ein allmählicher Übergang ins Schwielenstadium statt. Dieses ist gekennzeichnet durch eine schwielenartige Bildung der Epidermis an der distalen Partie der drei ersten Strahlen von vorderer und hinterer Extremität. Ich bezeichne sie nach dem Vorschlag von Herrn Professor K ä l i n als Epidermisschwiele.

Figur 2 (Tafel 1) zeigt das Bild einer Hinterextremität von *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1. Die zwischen den einzelnen Strahlen gelegenen Partien sind bis auf die definitiven Schwimmhäute rückgebildet. Eine ringförmige Anschwellung, die hauptsächlich dorsal am zweiten Strahl stark entwickelt ist, bildet die Anlage des Krallenwalles. Die Krallenanlage hat proximal beinahe kreisförmigen Querschnitt, der sich aber distad immer mehr dorsoventral abplattet. Am distalen Ende zeigt sich eine Verbreiterung, die in ihrer Gestalt stark an die Hufe gewisser Ungulaten erinnert. In der Ausbildung der in Dorsalansicht deutlichen Hufform ist eine leichte Variation bemerkbar, indem einzelne »Hufe« bald breiter, bald schmaler sind. Figur 2 und 3 (Tafel 1) zeigen, daß die ventrale Schwiele etwas dorsalwärts übergreift und, wie schon Voeltzkow (1899) feststellte, so das distale Ende der Krallenanlage bildet.

An der Vorderextremität ist distal eine Verbreiterung des vierten Fingerstrahles erkennbar, während der vierte Zehenstrahl keine Andeutung einer solchen erkennen läßt. Dasselbe gilt für den fünften Fingerstrahl (Tafel 1 Fig. 2 und 3). Auffallend bei den Extremitäten der *Crocodylus* embryonen ist die starke Abbiegung des vierten und fünften Strahles nach außen. (Auch bei *Caiman crocodilus* Laur. und bei *Melanosuchus niger* Spix.)

Ob die erste Anlage der Epidermisschwiele ein Rest des beim Ausgangsstadium sichtbaren Randsaumes ist, läßt sich mit Sicherheit nicht feststellen, da Übergangsstadien fehlten. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß im Bereich der einzelnen Strahlen dieser Saum teilweise erhalten blieb und zum Ausgangspunkt der Schwielenbildung wurde. Im Gegensatz zu Voeltzkow kann ich nicht feststellen, daß sich die Epidermisschwiele lateral als »Naht« oder »Leiste« proximad auf die Schwimmhäute fortsetzt. Hingegen ist die Epidermisschwiele auf der Dorsalseite gegen den übrigen Teil der Krallenanlage durch eine leichte, quer verlaufende Rinne abgesetzt. Eine Unterscheidung von Krallensohle und Krallenplatte ist aber auf diesem Stadium noch nicht möglich, da die Rinne nicht der Grenze dieser Teile entspricht, nur oberflächlich ausgebildet ist und die Epidermisschwiele im Verlauf der Weiterentwicklung rückgebildet wird.

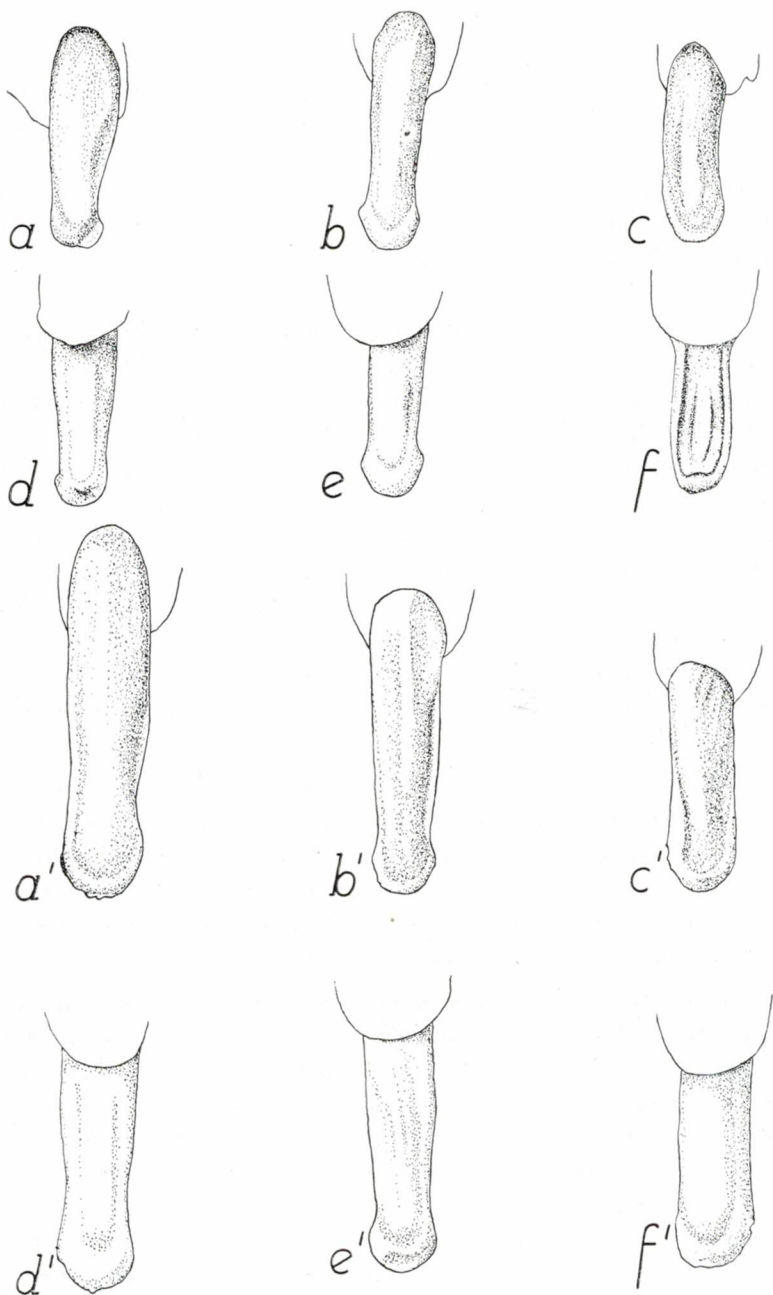


Abb. 1. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4. Rechte vordere und hintere Extremität: a—c Krallen der Finger 1—3 von dorsal; d—f Krallen der Finger 1—3 von ventral; a'—c' Krallen der Zehen 1—3 von dorsal; d'—f' Krallen der Zehen 1—3 von ventral. (Vergr. ca. 10-fach.)



Der äußern Form nach erinnert die Krallenanlage von *Crocodylus* auf diesem Stadium stark an die hufförmige Endphalanx des Alttieres, die O. K u h n (1938) bei *Weigeltisuchus geiseltalensis* beschrieben hat (Fig. 4 Tafel 1).

*Crocodylus porosus* S c h n e i d. Nr. 4 zeigt eine vorgerücktere Stufe. Das Tier dürfte kurz vor dem Ausschlüpfen sein. Die Krallenpartie weist schon die typische, ventrale Biegung auf. Die Epidermisschwielen bieten hier ein besonders merkwürdiges Bild. Ein Blick auf die Figuren 5—8 (Tafel 2) und auf die Abbildung 1 zeigt, daß wir bei keinem einzigen Strahl mehr von einer »Hufform« sprechen können, sondern es handelt sich meist um einen intermediären Zustand im Übergang zur fertigen Kralle.

Die Fingerstrahlen 4 und 5 sind bis zum terminalen Ende von Schuppen bedeckt; von irgendeiner Krallenanlage kann bei diesen Strahlen keine Rede sein. Bei den ersten drei Strahlen der Hand überdecken die Schuppen die proximale Basis der Kralle. Sie sind am Krallenwall beteiligt. Am ersten Finger ist die Epidermisschwiele einseitig rückgebildet. Die distale Region der Schwiele ist namentlich lateral schon stark reduziert. Ventral ist die Schwiele abgeplattet worden. Die Lupenuntersuchung ergibt, daß hier die äußersten Zellschichten in Ablösung begriffen sind (Abb. 1 a und d). Am zweiten Finger ist die Epidermisschwiele nur wenig reduziert worden. Der etwas asymmetrische Umriß zeigt aber, daß die Rückbildung lateral bereits begonnen hat. Ventral bemerkt man hier noch keine Zeichen der Rückbildung (Fig. 5 Tafel 2; Abb. 1 b und e). Am dritten Finger ist die Epidermisschwiele als solche fast ganz verlorengegangen. Der äußere Umriß erscheint infolge der anhaftenden Schwielenreste leicht unregelmäßig (Fig. 5 und 6 Tafel 2; Abb. 1 c und f).

An den Zehen ist der Rückbildungsprozeß eher etwas weiter fortgeschritten als vorn (Fig. 7 und 8 Tafel 2; Abb. 1 a'—f').

Die bisherigen Befunde zeigen, daß sich bei *Crocodylus* nirgends eine Grenze zwischen der Anlage von Krallenpolster und Krallenplatte bemerkbar macht, wie dies S c h m i d t (1916) bei verschiedenen Lacertiliern beschrieb. Vielmehr geht hier der distale Teil der Krallenplatte auch an der Dorsal-seite ganz allmählich in die Epidermisschwiele über. Von einer deutlichen Fortsetzung der Schwimmhäute auf die seitlichen Partien der Krallenanlage, so wie sie V o e l t z k o w beschrieb und abbildete, konnte ich, wie bereits betont wurde, nichts feststellen.

Wenn die beschriebenen Anlagen bei *Crocodylus porosus* S c h n e i d. eine schmal-hufförmige Epidermisschwiele aufweisen, so zeigt uns ein Embryo von *Caiman crocodilus* L a u r. Nr. 6 (Fig. 9—12 Tafel 3) Epidermisschwielen, die ganz anders gestaltet und auf alle Fälle nicht hufförmig sind. Sie erscheinen viel stärker verbreitert, zum Teil fast blattförmig, und erinnern an die Haft-



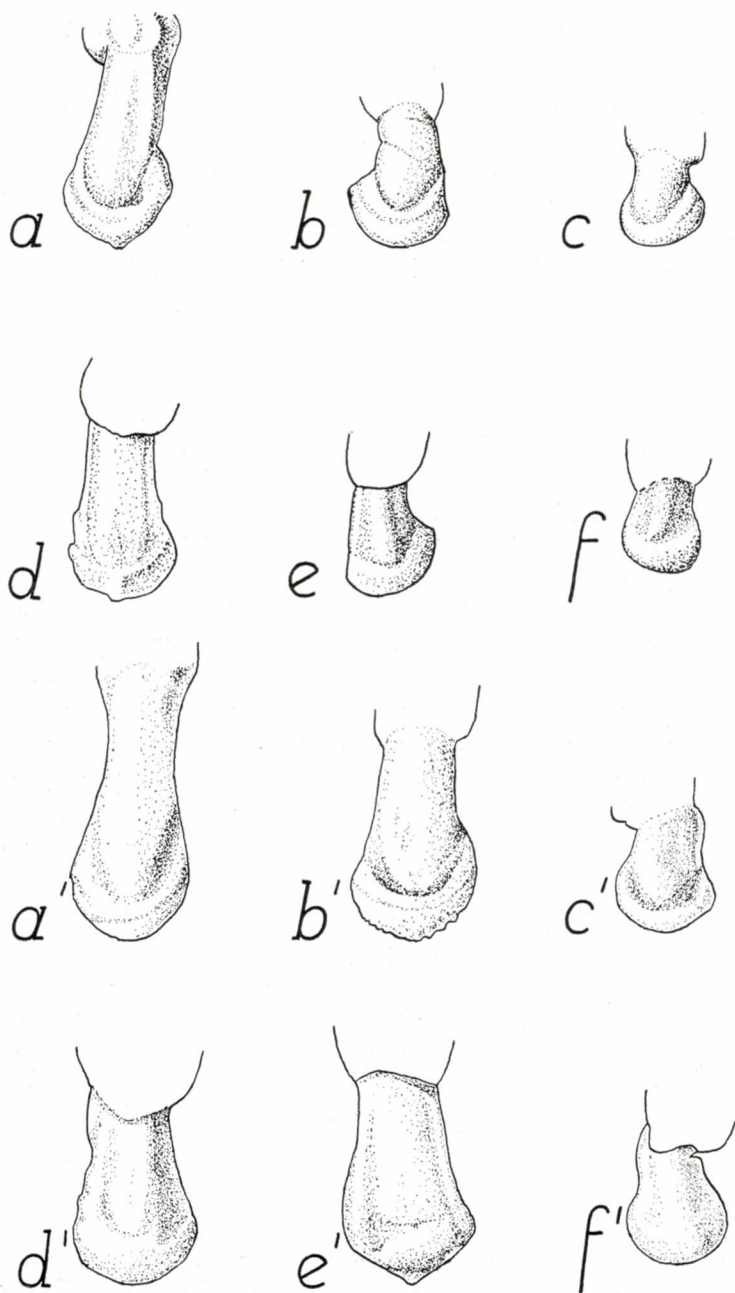


Abb. 2. *Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6. Linke vordere und rechte hintere Extremität: a—c Krallen der Finger 1—3 von dorsal; d—f Krallen der Finger 1—3 von ventral; a'—c' Krallen der Zehen 1—3 von dorsal; d'—f' Krallen der Zehen 1—3 ventral. (Vergr. ca. 12-fach.)

scheiben gewisser anurer Amphibien, z. B. *Hyla* oder *Phyllomedusa*. Da weder an dem *Crocodylus*-Material von Rathke oder Voeltzkow, noch bei den mir vorliegenden Embryonen dieser Gattung eine solche Gestalt der Epidermisschwiele beobachtet wurde, ist die Annahme berechtigt, daß sie nicht bei allen Gattungen der Crocodiliden vorkommt. Das Schuppenkleid ist an den Extremitäten noch nicht zu sehen. Doch heben sich die Krallenanlagen schon deutlich von den proximalen Teilen der Strahlen ab. Die Krallenanlage des ersten Fingers ist ventral scharf gegen den Krallenwall abgesetzt, dorsal hingegen findet ein allmählicher Übergang in den proximalen Teil des Strahles statt (Abb. 2 a und d), was auch bei Strahl 2 und 3 beobachtet werden kann (Abb. 2 b—f). Auch an den Zehen ist der Krallenwall wiederum nur ventral abgesetzt. Die Länge der Krallenanlage nimmt vorn und hinten vom ersten zum dritten Strahl ab (Abb. 2).

Das einzige Stadium von *Melanosuchus niger* Spix Nr. 1 nähert sich weitgehend den Formen von *Crocodylus porosus* Schneid. Die Schwiele ist bedeutend mehr in die Breite entwickelt und erinnert in ihrer ventralen Rundung stark an die Haftballen von *Nototrema marsupiatum* D. B. oder an die Haftscheiben von *Tarsius spectrum* Pall. (Tafel 4 Fig. 13—15). Bei keinem andern Objekt finde ich eine so starke Schwielenbildung, wie dies hier z. B. beim ersten Strahl der Hinterextremität der Fall ist. In ihrer äußern Form erinnert die Epidermisschwiele hier auch stark an das von Schmidt (1916) bei Lacertiliern beschriebene »Krallenpolster«. Die distale Partie ist stark nach dorsal aufgebogen, so daß in der Dorsalansicht an der Krallenanlage eine bedeutende, quere Vertiefung vorliegt. Überall ist der Krallenwall gut ausgebildet und das Schuppenkleid vollständig entwickelt.

Größtes Interesse bietet das eben geschlüpfte Exemplar von *Caiman latirostris* Daud. Nr. 2. Wie Fig. 16—20 (Taf. 4 und 5) zeigen, ist die Epidermisschwiele hier noch nicht vollständig reduziert worden. Doch ist die Rückbildung teilweise schon stark fortgeschritten. Das ist vor allem beim dritten Finger der Fall (Tafel 4 Fig. 16; Abb. 3 c und f). Die lateralen Partien der Epidermisschwiele sind beinahe vollständig verschwunden. Das distale Ende des Strahles weist bereits eine deutliche Spitze auf, wie dies bei der ausgewachsenen Kralle der Fall ist. Figur 17 (Tafel 5) zeigt, daß ventral ein Schwielenteil der Kralle noch anhaftet.

Auch am Fuß sind die Epidermisschwielen in verschiedenem Grade rückgebildet. An der ersten linken Zehe hat die Rückbildung erst begonnen und wird durch den teilweise unregelmäßigen Rand der Schwiele angedeutet (Tafel 5 Fig. 18; Abb. 3 a' und d'). Rechts dagegen ist sie beinahe vollständig reduziert, so daß nur noch die proximale Region derselben erhalten blieb (Tafel 5 Fig. 20). An der zweiten rechten Zehe ist die Reduktion so weit fortgeschritten, daß nur noch eine ventrale Partie der Epidermisschwiele vor-

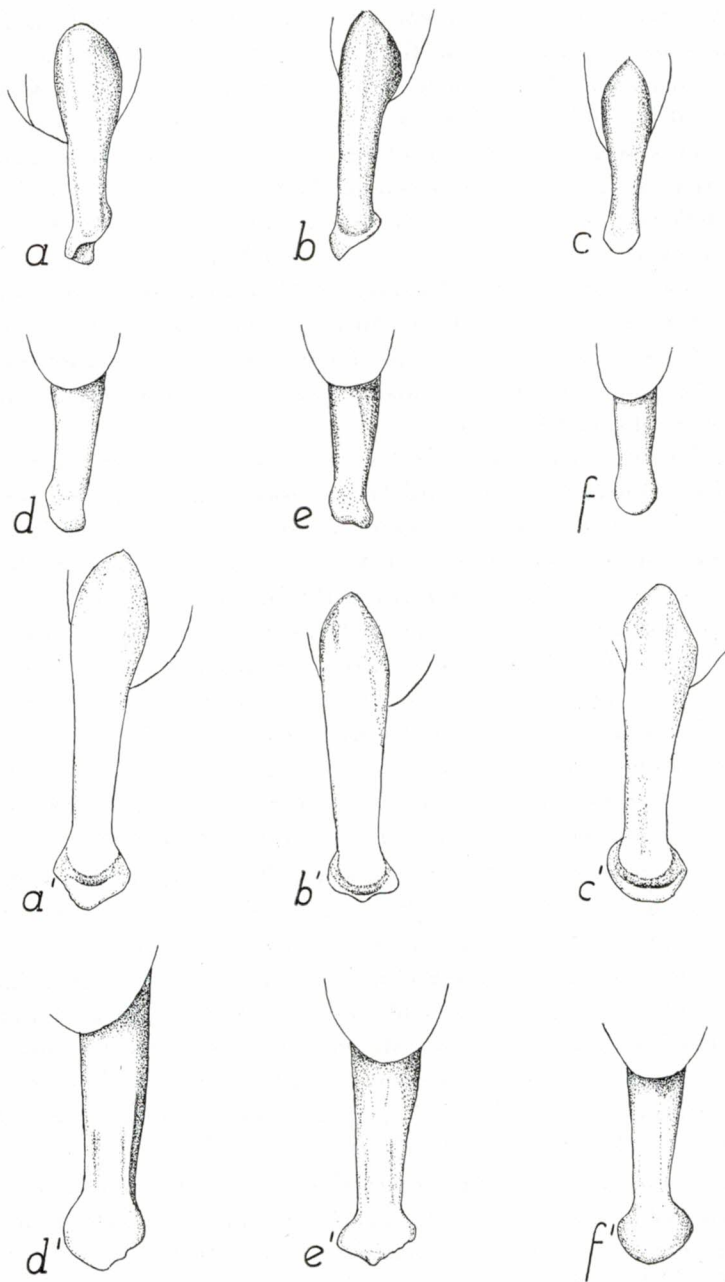


Abb. 3. *Caiman latirostris* Daud. Nr. 2. Rechte vordere und hintere Extremität: a—c Krallen der Finger 1—3 von dorsal; d—f Krallen der Finger 1—3 von ventral; a'—c' Krallen der Zehen von dorsal; d'—f' Krallen der Zehen 1—3 von ventral. (Vergr. ca. 10-fach.)

liegt (Tafel 5 Fig. 20). Am dritten hintern Strahl der linken Extremität ist sie noch in vollem Umfang erhalten und erinnert in der Dorsalansicht durch ihre breite, hufförmige Gestalt mit der terminalen Wölbung auch an die bei *Melanosuchus niger* *S p i x* Nr. 1 gefundenen Verhältnisse (Abb. 3 c' und f').

### *Zusammenfassung.*

Die Epidermisschwiele wird schon in relativ frühem Stadium angelegt. Ihr Form ist wahrscheinlich bis zu einem gewissen Grade gruppenspezifisch. Der Gattung *Crocodylus* scheint die breite, bei *Caiman crocodilus* *L a u r.* vorliegende, an die Haftscheibe von *Hyla* erinnernde Gestalt ebenso zu fehlen, wie die stark gewölbte Form von *Caiman latirostris* *D a u d.* und *Melanosuchus niger* *S p i x*. Überall da, wo die Epidermisschwiele ausgebildet ist, findet sich schon eine deutliche Anlage des Krallenwalles.

Die Rückbildung der Epidermisschwiele erfolgt zur Hauptsache in der Embryonalzeit. Im Ei handelt es sich um eine unregelmäßige, bruchstückweise Ablösung der Schwielenregion, während beim Jungtier die Reste der Schwiele durch Abnutzung in kürzester Zeit verschwinden. Die Ablösung des mehr oder weniger verhornten Materials erfolgt zeitlich unregelmäßig dorsal, ventral und lateral und geht so weit, bis nur Krallensohle und Krallenplatte übrigbleiben.

### c) E n d s t a d i u m.

Im Moment des Ausschlüpfens hat die Verhornung der Krallenplatte bereits solche Fortschritte gemacht, daß die Kralle ihre Funktion übernehmen kann. Die Krallen der Crocodiliden (Tafel 6 Figur 21 und 22) sind dütenförmige Horngebilde, an denen wir im ausgebildeten Zustande eine längere, dorsale Partie, die Krallenplatte, von einer etwas kürzeren, ventralen Partie, der Krallensohle, unterscheiden können. Beide sind in ihrer Konsistenz (im Gegensatz z. B. zur typischen Kralle der Vögel oder der Säugetiere) nur wenig verschieden und gehen kontinuierlich ineinander über. Es handelt sich hier um eine sehr hohe, verhältnismäßig spitze »Schindelschuppe«, die aber durch ihre relative Größe und die Beziehung zur Endphalanx des betreffenden Finger- bzw. Zehenstrahles eine besondere vergleichend-anatomische Bedeutung erhält. Die Krallen finden sich bei sämtlichen rezenten Crocodiliden am ersten, zweiten und dritten Finger, sowie an der ersten, zweiten und dritten Zehe. Es handelt sich um stark verhorntes Material des hier besonders umfangreichen Stratum corneum der Epidermis, wobei die Zellagen der eigentlichen Kralle, also des verhornten Materials, parallel der Oberfläche verlaufen. Die ganze Krallenepidermis umgibt dütenförmig die bindegewebige Hülle der entsprechenden Endphalanx. An der Basis wird die Kralle vom Krallenwall umgeben. Zwischen diesem und der Kralle findet sich ein



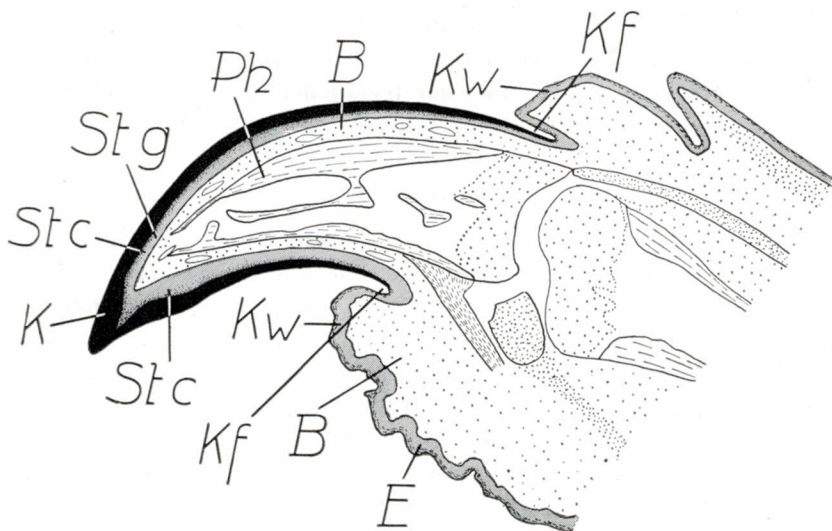


Abb. 4. *Crocodylus cataphractus* Cu v. Nr. 1. Schematischer Längsschnitt durch eine juvenile Kralle. Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stc = Stratum corneum; Stg = Stratum germinativum; E = Epidermis; Kw = Krallenwall; Kf = Krallenfalz; K = Kralle. (Vergr. ca. 20-fach.)

Spaltraum, der Krallenfalz. Da die ventrale Partie, also die Krallensohle, relativ weicher ist als die seitliche und dorsale als Krallenplatte bezeichnete Region, kommt es infolge der mechanischen Abnutzung an der Unterseite der Kralle zu einer Vertiefung, womit auch die Ausbildung eines mehr oder weniger deutlichen Randes im Übergangsgebiet von Krallensohle und Krallenplatte zusammenhängt (B o a s 1894). Abbildung 4 zeigt einen schematischen Längsschnitt durch eine juvenile Kralle von *Crocodylus cataphractus* Cu v.

## 2. Untersuchung der Schnittserien.

Die Epidermis baut sich aus zwei Teilen auf, aus dem in der Tiefe liegenden Stratum germinativum (Matrix), dessen Zellagen nach außen schrittweise in das Stratum corneum (Hornschicht) übergehen.

### a) Ausgangsstadium.

*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 2.

Färbung: Boraxkarmin-Mucikarmin. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die Epidermis des vorderen und hinteren Autopodium ist zweischichtig. Proximal zeigen die Zellen der Basallage kubische Gestalt mit kugeligen



Kernen und leicht kenntlichen Nucleolen. Die äußere Schicht wird durch abgeplattete, schwach gefärbte Zellen gebildet. In der vordern und hintern Randgegend des Autopodium werden die Zellen der Basallage in distaler Richtung allmählich höher und bilden ein Zylinderepithel. Eine Vermehrung der Zellagen kann auch hier nicht festgestellt werden. Von der Anlage einer Epidermisschwiele ist auf diesem Stadium noch nichts zu sehen. Der Randsaum des Autopodium ist von kernreichem, subepidermalen Bindegewebe ausgefüllt.

#### b) Schwielenstadium.

α) *Caiman crocodilus* Laur. Nr. 2 und 6.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittal- und Querschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

In proximo-distaler Richtung zeigt die Epidermis bis zum Bereich der Endphalanx zwei bis drei Zellagen. Die Zunahme der Epidermislagen beginnt dorsal ungefähr in der Basisgegend der Endphalanx und zeigt am distalen Ende des Strahles eine starke Steigerung (Tafel 6 Fig. 23). Im Übergangsgebiet von dorsaler und ventraler Epidermis nimmt der Kernreichtum des Stratum germinativum eher etwas ab. Hingegen ist der Zellinhalt auffallend kräftig gefärbt. Die ovoiden Kerne der Basallage sind im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche des Strahles gerichtet.

Die Zellen an der Basis des Stratum corneum (Stratum granulosum) zeigen eine ganz feine Granulierung, die aber von innen nach außen immer gröber wird. Auffallend ist, daß die gröbern Granula bei diesen Embryonen beinahe ausschließlich Stäbchenform haben. Eine ganz bestimmte Anordnung dieser Stäbchen im Innern der Zellen ist sichtbar. Einzelne Stäbchen reihen sich nebeneinander und stehen mit ihren Längsachsen meist senkrecht zur Längsachse der stark abgeplatteten Zellen. Es handelt sich um geformtes Keratohyalin. Auf den Sagittalschnitten ist die Epidermisschwiele dorsal durch Einsenkung oberflächlich abgegrenzt, ventral aber geht sie schrittweise in die gewöhnliche Epidermis über. Die Zellen des Stratum corneum sind, abgesehen vom Bereich der Epidermisschwiele, durchweg abgeplattet und spindelförmig. In der Epidermisschwiele zeigt das Stratum corneum in großem Umfang polyedrische Zellen. Die Kerne dieser Zellen sind kugelig und scheinen bereits in Auflösung begriffen. Die Granulierung wird hier noch gröber. Sie läßt sich dorsal und ventral in proximader Richtung bis gegen die Basis der Endphalanx nachweisen und charakterisiert den Umfang der Krallenanlage. Im Übergangsgebiet von dorsalem und ventralem Stratum germinativum reicht die Granulierung bis in die Zellage unmittelbar über der Basallage. Hier ist also das Stratum germinativum einschichtig.

Eine Gegensätzlichkeit von dorsalem und ventralem Gebiet des Stratum germinativum und des Stratum corneum kann nicht wahrgenommen werden, da kein Unterschied im Aufbau oder in der Struktur der Zellen vorhanden ist. Vielmehr bildet die Epidermis einen einheitlichen Mantel um die ganze Endphalanx (Tafel 6 und 7 Fig. 23 und 24).

Der ringförmige Wulst, der die Anlage des Krallenwalles bildet, wird durch eine starke Entwicklung des subepidermalen, mesenchymatösen Gewebes bedingt. Die Epidermis des Krallenwalles zeigt außer der leichten Wölbung, die ventral etwas stärker ist, keine Besonderheiten.

Zur Prüfung der Frage, ob an der Krallenanlage Schleim bildende Drüsenzellen auftreten, wurden bei *Caiman crocodilus* Laur. Nr. 2 Färbungen mit Coelestinblau (Romeis § 2035), Thionin (Romeis § 2033) und Mucikarmin (Romeis § 2025) versucht. Die Resultate waren durchweg negativ.

β) *Melanosuchus niger* Spix Nr. 1.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittal- und Querschnitte. Schnittdicke 10  $\mu$ .

Das Stratum germinativum läßt Zellgrenzen nicht erkennen. Seine Zellkerne im Bereich des dorsalen Teiles vom Krallenwall sind höher als bei den untersuchten Exemplaren von *Caiman crocodilus* Laur. Sie zeigen leichte Neigung nach vorn und außen, sind aber infolge beginnender Pigmenteinlagerung zum Teil nur undeutlich sichtbar. Weiter distal zeigen die Zellen der Basallage kugelige Kerne mit deutlich sich abhebenden Kernkörperchen. Es folgen in gleicher Richtung Zellen mit ovoiden Kernen, die nach vorn und außen gerichtet sind, und schließlich solche, die sich umgekehrt nach außen und hinten neigen. Im Gebiet des Phalangenendes ändert sich aber die Richtung der Kerne nochmals, indem sie von hier bis zum Vorderende der Krallenanlage von hinten und unten nach vorn und oben gerichtet sind. Wie bei *Caiman crocodilus* Laur. Nr. 2 und 6 gehen am Vorderende der Krallenanlage dorsale und ventrale Partie des Stratum germinativum kontinuierlich ineinander über, wobei das letztere einen zungenförmigen Fortsatz in das Gebiet der Epidermisschwiele aussendet (Abb. 5, Tafel 7 Figur 25). Voeltzkow bringt sie in Zusammenhang mit der Bildung des »Ausfüllungshornes«. Die Zellen des Fortsatzes haben Spindelgestalt mit kugeligen Kernen, die häufig mehrere Nucleolen aufweisen. Figur 26 (Tafel 7) zeigt einen Querschnitt durch die Gegend der Epidermisschwiele.

An der Dorsalseite der Krallenanlage ist im Stratum corneum eine Schicht erkennbar, die sich bei Pikronigrosinfärbung im Längsschnitt (Tafel 7 Fig. 25)

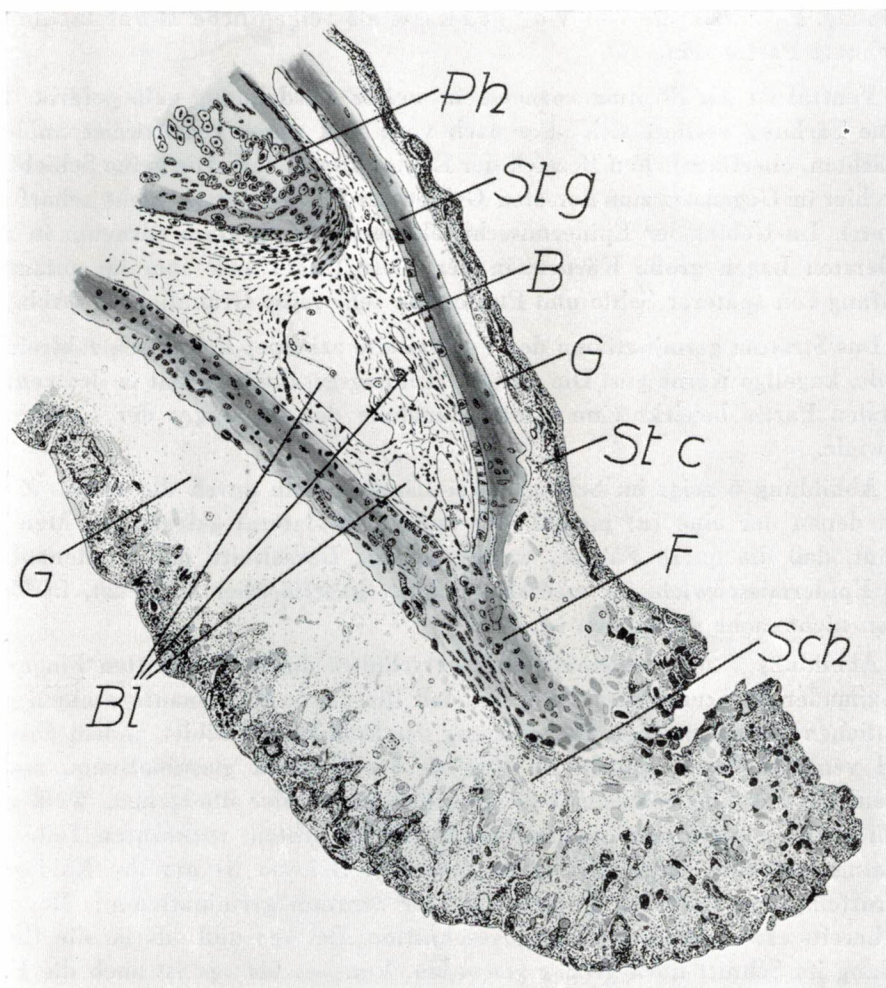


Abb. 5. *Melanosuchus niger* Spix Nr. 1. Längsschnitt durch die zweite Zehe. Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = Gelbe Schicht; Stc = Stratum corneum; Bl = Bluträume; F = Fortsatz des Stratum germinativum in die Epidermisschwiele; Sch = Epidermisschwiele.  
(Vergr. ca. 110-fach.)



als leuchtend-gelber Streifen abhebt. Sie beginnt hinten im proximalen Drittel der Krallenanlage und erstreckt sich als ein nach vorn breiter werdendes Band bis an die Spitze der Endphalanx. Weiter distal verliert sich die Färbung. Es dürfte die von Voeltzkow als »eigentliche Hornschicht« bezeichnete Partie sein.

Ventral ist das Stratum corneum in weiter Ausdehnung gelb gefärbt. Die gelbe Färbung verliert sich aber nach vorn und unten schrittweise im blau gefärbten, oberflächlichen Bereich der Epidermisschwiele. Die gelbe Schicht ist also hier im Gegensatz zum dorsalen Gebiet der Krallenanlage nicht scharf abgesetzt. Im Gebiet der Epidermisschwiele zeigt das Stratum corneum in den äußersten Lagen große Körner; in der Tiefe findet sich aber im gesamten Umfang von späterer Sohle und Platte eine sehr feine Granulierung (Abb. 5).

Das Stratum germinativum der Ventralseite zeichnet sich durch zahlreiche, große, kugelige Kerne aus. Die erhöhte Teilungsgeschwindigkeit in der ventro-distalen Partie bewirkt eine rasche Zunahme des Umfanges der Epidermisschwiele.

Abbildung 6 zeigt im Schema zwei Längsschnitte durch die zweite Zehe, von denen der eine (a) medial, der andere (b) lateral gelegen ist. Man erkennt, daß die quere Furche, welche an der Dorsalseite der Krallenanlage die Epidermisschwiele im medialen Schnitt oberflächlich abgrenzt, im lateralen nicht mehr vorhanden ist.

Abbildung 7 zeigt schematische Querschnitte durch den dritten Finger in proximader Richtung. Man bemerkt, daß die ganze Krallenanlage einen einheitlichen Mantel um den Cutisüberzug der Endphalanx bildet, indem dorsale und ventrale Partie sowohl im Bereich des Stratum germinativum, als in jenem des Stratum corneum kontinuierlich ineinander übergehen. Weiß und grau sind die mehr oder weniger stark gelb gefärbten, verhornten Teile des Stratum corneum dargestellt (gelbe Schicht). Bei »a« ist nur die Epidermis getroffen. (Die schwarze Füllung ist hier Stratum germinativum.) Bei »b« ist bereits etwas von der Cutis angeschnitten. Bei »c« und »d« ist die Cutisfüllung im Schnitt noch größer geworden. Von »e« bis »g« ist auch die Endphalanx getroffen. Abbildung 8 betrifft Querschnitte durch die erste Zehe.

Im Gegensatz zu *Caiman crocodilus* Laur. zeigt *Melanosuchus niger* Spix auf diesem Stadium schon einen entwickelten Krallenwall, so daß man auch einen Krallenfalz unterscheiden kann. Am vorliegenden Material ist nicht zu entscheiden, ob sich bei Crocodiliden der Krallenwall in ähnlicher Weise bildet, wie dies von Schmidt (1916) für die Lacertilier beschrieben wurde, indem die Epidermis eine Einsenkung bilde, von welcher das Stratum germinativum nach hinten in das unter der Epidermis liegende Bindegewebe wuchere. Hierauf soll eine Spaltung der ausgewachsenen Zell-

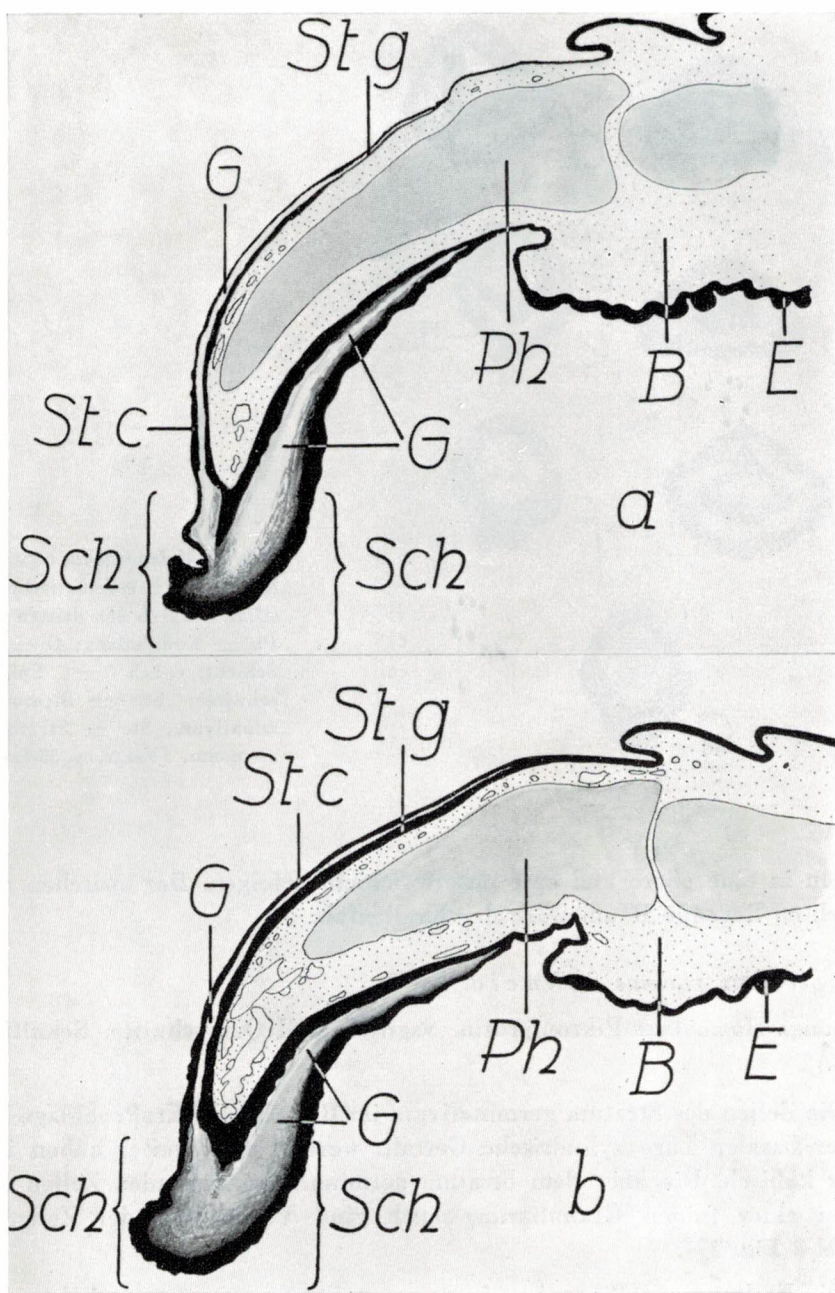


Abb. 6. *Melanosuchus niger* Spix Nr. 1. a—b Schematische Längsschnitte durch die zweite Zehe. Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; E = Epidermis; Sch = Epidermisschwiele; Stg = Stratum germinativum; Stc = Stratum corneum; G = Gelbe Schicht. (Vergr. ca. 35-fach.)



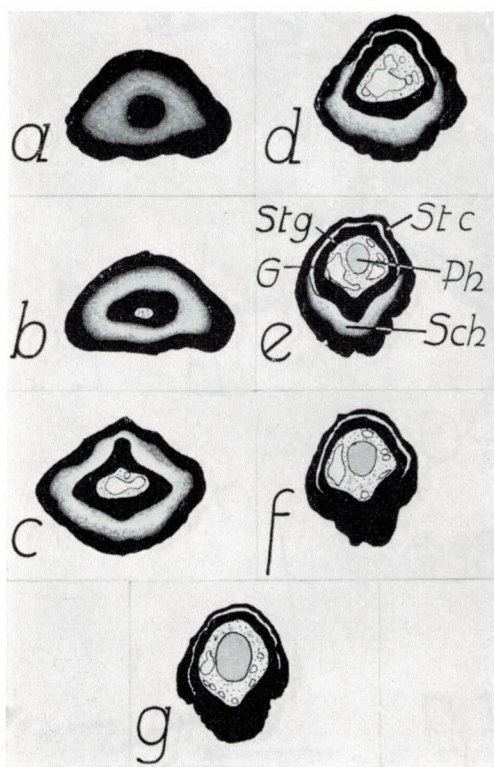


Abb. 7. *Melanosuchus niger* Spix  
Nr. 1. a—g schematische Querschnitte durch den dritten Finger.  
Ph = Endphalanx; G = Gelbe  
Schicht; Sch = Epidermis-  
schwiele; Stg = Stratum ger-  
minativum; Stc = Stratum cor-  
neum. (Vergr. ca. 35-fach.)

massen in eine obere und eine untere Schicht erfolgen. Der zwischen diesen Schichten liegende Raum wäre der Krallenfalz.

γ) *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittal- und Querschnitte. Schnittdicke 10 μ.

Die Zellen des Stratum germinativum im Bereich der Krallenanlage haben in der basalen Lage zylindrische Gestalt, werden aber weiter außen immer mehr kubisch. Die über dem Stratum germinativum liegenden Zellen zeigen neben einer feinen Granulierung auch eine Verdickung der Zellgrenzen (Tafel 8 Fig. 27).

Die Färbung mit Pikronigrosin zeigt im Stratum corneum wiederum eine Gelbfärbung, die allerdings hier nur ganz schwach und dünn ist, und noch von einer dünnen Zellige überdeckt wird. Querschnittbilder ergeben, daß die dorsale und ventrale Partie der gelben Zone im Bereich der Epidermis-

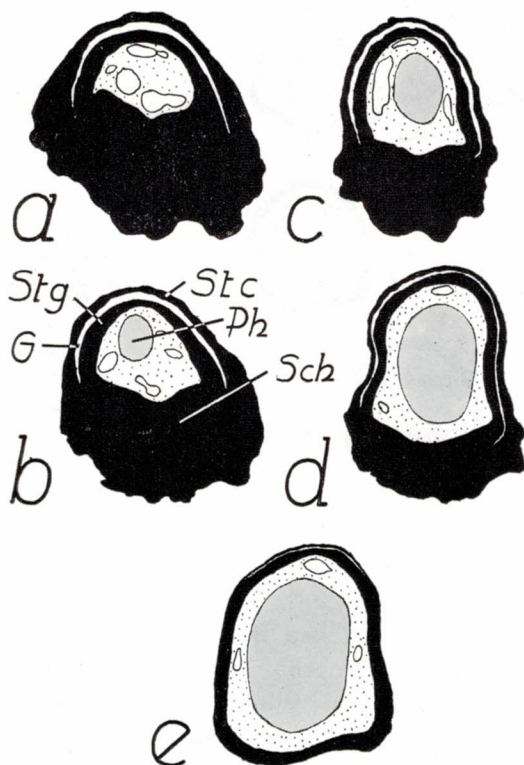


Abb. 8. *Melanosuchus niger* Spix Nr. 1. a—e schematische Querschnitte durch die erste Zehe. Bezeichnungen wie bei Abb. 7. (Vergr. ca. 40-fach.)

schwiele sich lateral nicht berühren, sondern vielmehr durch Zellen getrennt werden, die stark verdickte Zellgrenzen haben (Tafel 8 Fig. 28; Abb. 9). Die Zellen der Epidermisschwiele haben im distalen Gebiet im allgemeinen polyedrische Gestalt; in den äußern Lagen sind sie mehr abgeplattet.

Die Färbung auf Schleim- und Drüsenzellen lieferte wieder negative Resultate.

δ) *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittal- und Querschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die gelbe Schicht ist hier auch an der Ventralseite nach innen und außen deutlich abgesetzt und dorsal wie ventral von ungefähr gleicher Mächtigkeit.

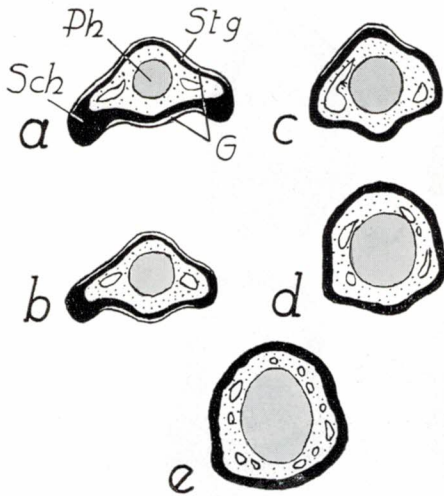


Abb. 9. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1. a—e schematische Längsschnitte durch den zweiten Finger. Ph = Endphalanx; G = Gelbe Schicht; Stg = Stratum germinativum; Sch = Epidermisschwiele. (Vergr. ca. 45-fach.)

Sie markiert in ihrem Umfang den Bereich von Krallensohle und Krallenplatte (Tafel 8 Fig. 29 und 30; Abb. 10 a und b). Die äußersten Lagen der dorsalen und ventralen Epidermis gehen ohne Besonderheit ineinander über. In tiefern Lagen der Epidermis findet man im Längsschnitt vorn V-förmige Zellen, »Scheitelzellen«, die eine vollkommene Verbindung von dorsalem und ventralem Bereich darstellen (Tafel 9 Fig. 31; Abb. 10 b).

#### Zusammenfassung.

Die Bildung der epidermalen Schwiele bei den Crocodyliden ist auf ein vermehrtes Wachstum des Stratum germinativum in der distalen Partie der Krallenanlage zurückzuführen. Die von Rathke (1866) für Alligator gegebene Darstellung, daß die Zehen im Embryonalstadium ziemlich stark der Breite und Dicke nach angeschwollen seien, »jedoch nicht an der untern Seite, wie die Zehen der Laubfrösche, sondern an der obern«, gilt auf alle Fälle nicht für *Crocodylus porosus* Schneid., *Melanosuchus niger* Spix, *Caiman crocodilus* Laur. und *Caiman latirostris* Daud. Das raschere Wachstum dieser Partien wird vielleicht begünstigt durch die überaus reiche Blutzufuhr in das subepidermale Gewebe. Dieses ist im distalen Teil von Bluträumen durchzogen, die in den Schnitten teilweise stark erweitert erscheinen.

Im Stratum corneum ist in weitem Umfang in den tiefern Lagen eine feine, im oberflächlichen Gebiet dagegen eine grobe Körnung zu beobachten.



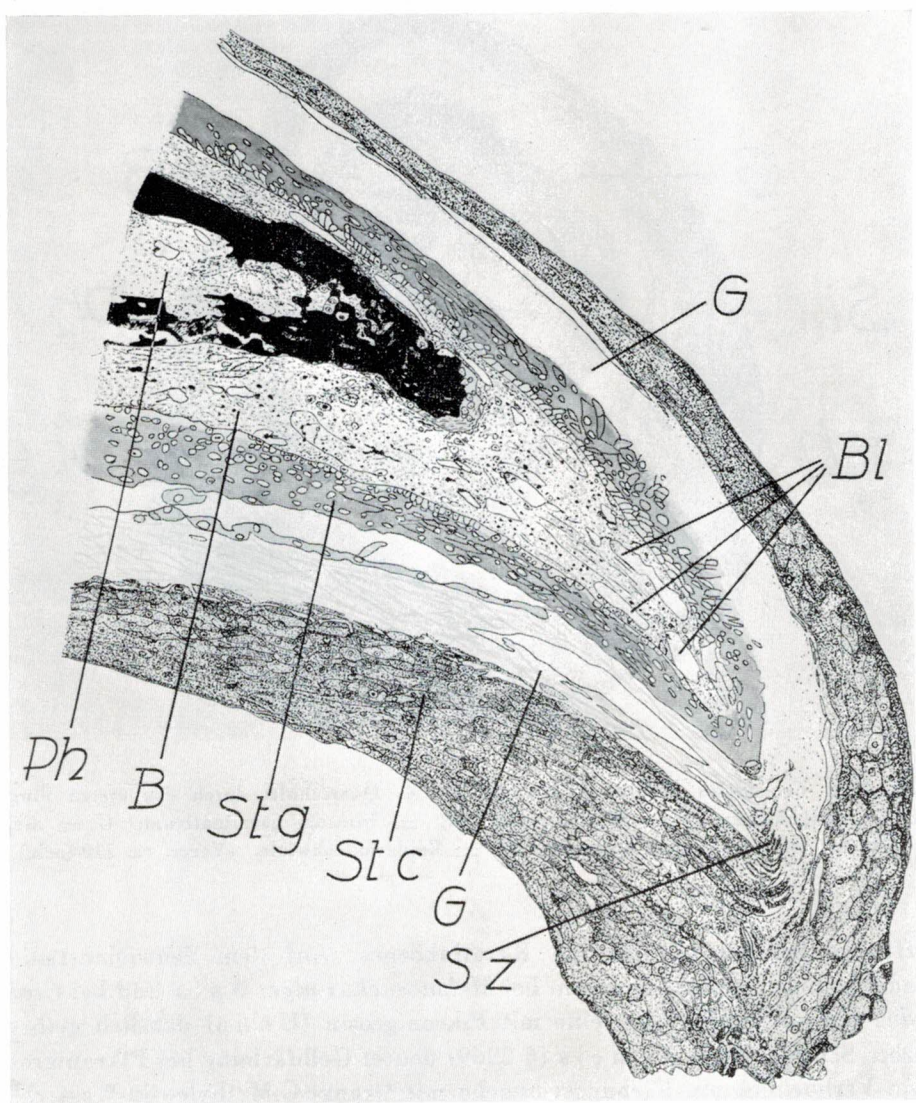


Abb. 10 a. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4. Längsschnitt durch die dritte Zehe.  
 Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = Gelbe  
 Schicht; Stc = Stratum corneum; Sz = »Scheitelzellen«; Bl = Bluträume;  
 (Vergr. ca. 110-fach.)



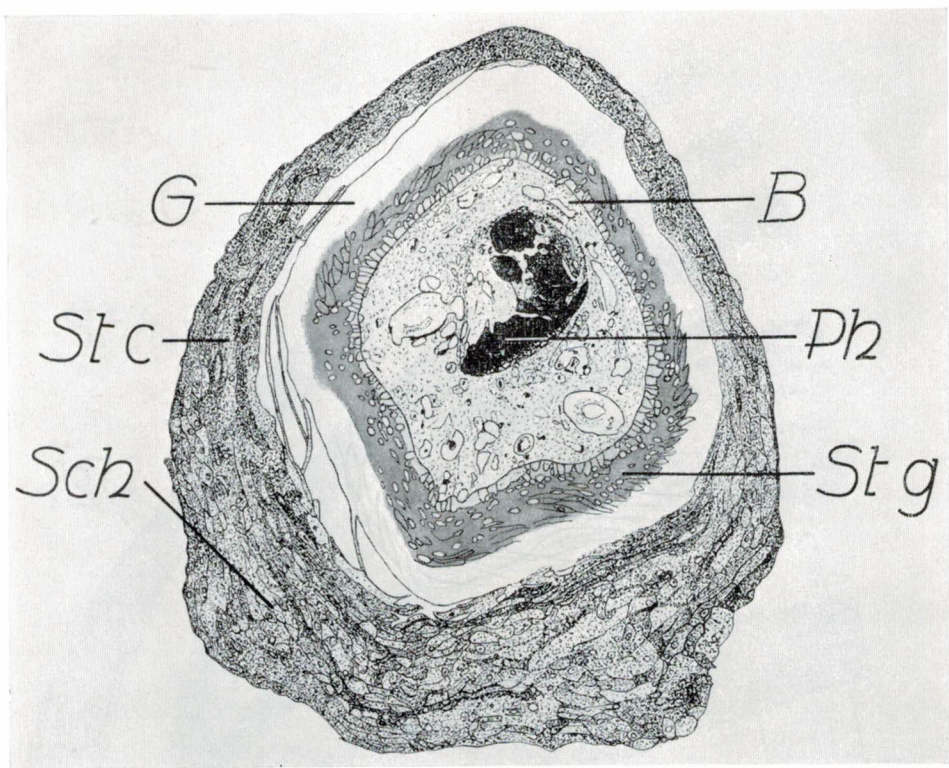


Abb. 10b. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4. Querschnitt durch den ersten Finger. Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = Gelbe Schicht; Stc = Stratum corneum; Sch = Epidermisschwiele. (Vergr. ca. 110-fach.)

Offenbar handelt es sich um Keratinkörner. Auf dem Schwielenstadium findet sich im Stratum corneum bei *Melanosuchus niger* Spix und bei *Crocodylus porosus* Schneid. eine mit Pikronigrosin (Unna) deutlich gelb gefärbte Schicht. Nach Roméis (§ 2269) deutet Gelbfärbung bei Pikronigrosin eine Verhornung an. Färbungsversuche mit Orange-G-Methyleosin-Wasserblau (Martinotti) ergaben zwar widersprechende Resultate. Da aber die Fixierung unseres Materials nicht bekannt ist, und nach Martinotti (1924) für die letztgenannte Färbung Gefrierschnitte von frischem Material verarbeitet werden sollten, kann aus dieser Farbreaktion als solcher bei meinen Schnitten kein sicherer Schluß gezogen werden. Weil indessen die Pikronigrosin-Färbung an den von mir hergestellten Schnitten von juvenilen Crocodiliden im ganzen Umfang des verhornten Materials Gelbfärbung ergibt, so halte ich es für sicher, daß das gelb gefärbte Material je nach der Intensität der Färbung

mehr oder weniger verhornt ist. Schon Voeltzkow hat 1899 festgestellt, daß in diesem Gebiet die Verhornung der Krallenanlage ihren Anfang nimmt.

Von getrennten Anlagen einerseits der Krallensohle und anderseits der Krallenplatte, wie sie von Seifert (1942) bei *Lacerta vivipara* Jacq. festgestellt und für die Amnioten allgemein angenommen wurde, kann keine Rede sein.

#### c) Endstadium.

##### a) *Caiman latirostris* Daud. Nr. 2.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittal- und Querschnitte. Schnittdicke 10—15  $\mu$ .

Es handelt sich um ein eben geschlüpftes Tier. Die Zellen der Basallage des Stratum germinativum zeigen kubische Gestalt. Die gelb gefärbte Schicht des Stratum corneum zeigt dorsal und ventral die gleiche Farbintensität. Die zum Teil schon rückgebildete Epidermisschwiele läßt einen leichten Ton ins Gelbe erkennen.

##### β) *Crocodylus cataphractus* Cuv. Nr. 1.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die Zellen der basalen Lage des Stratum germinativum im Bereich der Krallenplatte sind ganz proximal leicht, ganz distal zum Teil stark nach vorn und außen geneigt; gegen das distale Ende der Phalanx hingegen neigen sie eine Strecke weit nach hinten und außen. In diesem Bereich ist das Stratum germinativum nur schwach entwickelt, während im übrigen Gebiet der Krallenplatte die Teilungstätigkeit stärker ist.

Die granulierten Zellagen des Stratum corneum mit den verdickten Zellgrenzen sind schon stark dorsoventral abgeplattet und ineinander verkeilt. Die gelbe Zone, d. h. die schon ausgebildete juvenile Kralle, wird gegen das proximale Ende schrittweise dünner. Die Epidermisschwiele ist völlig verschwunden, und die Gelbfärbung reicht im gesamten Umfang der Kralle bis an die äußere Oberfläche. Die Verbindung von dorsalem und ventralem Stratum corneum kommt im Längsschnitt wieder durch V-förmige »Scheitelzellen« zustande (Tafel 9 Fig. 32).

Der Krallenwall ist dorsal und ventral gut ausgebildet. An diesem findet sich über dem Stratum germinativum eine Lage von Zellen, die den Eindruck von starker Homogenität erweckt. Über ihr findet sich als Abschluß nach außen eine Lage von verhornten Zellen. Die Verhornung ist aber weniger

intensiv als im Bereich der Kralle. Das Horn der Kralle geht kontinuierlich in die Hornschicht des Krallenwalles über.

Da das Stratum germinativum in einer mittleren Region der Krallenplatte dünner erscheint als weiter vorn und weiter hinten, darf angenommen werden, daß das Wachstum der Epidermis in jener Region relativ schwächer ist.

γ) *Alligator mississippiensis* D a u d. Nr. 2 und 3.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 10—15  $\mu$ .

Bei den untersuchten Krallen von zwei Exemplaren dieser Art ist wieder dorsal in einer mittleren Region das Stratum germinativum auffallend schwach. Dafür reicht das verhornte Material hier besonders weit in die Tiefe. Die Hornschicht macht im gesamten Umfang der Kralle einen homogenen Eindruck und läßt keine Grenze und keinen strukturellen Unterschied zwischen dorsalem und ventralem Bereich erkennen. Die Intensität der Verhornung ist bei diesen juvenilen Tieren dorsal und ventral gleich (Tafel 9 Fig. 33).

#### *Zusammenfassung.*

Die bei eben ausgeschlüpften Tieren noch vorhandenen Reste der Epidermisschwiele verschwinden im frühjuvenilen Stadium vollständig. Im Wachstum der Krallenplatte scheint im allgemeinen eine gewisse Differenzierung insofern eingetreten zu sein, als zwei Hauptwachstumszonen auftreten, eine proximale und eine distale, wobei die proximale von größerer Ausdehnung ist.

Wenn auch die Härte des verhornten Materials an Krallenplatte und Krallensohle später bedeutend verschieden ist, so läßt sich doch im juvenilen Alter ein struktureller Unterschied bei den untersuchten Crocodiliden nicht feststellen. Die Annahme Seiferts (1942), daß die Amniotenkralle ganz allgemein aus zwei primär getrennten Anlagen, eben jener der Sohle und der Platte, aufgebaut sei, kann also nicht bestätigt werden. Vielmehr dürfte der erwähnte, erst postembryonal sich schrittweise ausbildende Unterschied von Sohle und Platte in Zusammenhang mit der Biegung der Kralle stehen. Sie bewirkt dorsal einen Druck auf die Zellen, wodurch sich hier eine höhere Konsistenz des Hornmaterials ergeben kann. Ventral hingegen besteht ein solcher Druck nicht; darum auch der losere Bau der Hornschicht, der zugleich einen funktionellen Vorteil hat, indem er es ermöglicht, daß die Kralle spitz bleibt.

Von einem »Ausfüllhorn« (Boas 1894), konnte ich an den juvenilen Exemplaren von *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2 und *Alligator mississippiensis*



sis *Dau d.* Nr. 2 und 3 nichts beobachten. Es tritt, wie Längsschliffe durch Krallen von *Alligator mississippiensis Dau d.* zeigen, erst später in Erscheinung. Seine Bildung hängt offenbar mit dem Auswachsen der Kralle in distaler Richtung zusammen. Schon bei einer Kralle von *Alligator mississippiensis Dau d.* Nr. 5 mit 18 cm Rumpflänge ist mit dem Auswachsen der Kralle in distaler Richtung eine langgestreckte Zone vor der Endphalanx entstanden, welche mit weichem Gewebe gefüllt ist, an dem vorn das Stratum germinativum, weiter hinten vielleicht auch Cutismaterial sich beteiligt. Mit der Abnützung der Kralle aber wird diese zentrale Partie der Kralle eröffnet (Tafel 9 Fig. 34). Da inzwischen die Füllmasse mehr oder weniger zurückgezogen wurde, findet sich in diesem Gebiet, eben dem »Ausfüllhorn«, ein Raum, der vorn höchstens noch spärliche Reste von verhornter Epidermis enthält.

#### d) Vergleich mit Amphibien und Schildkröten.

##### 1. *Amphibia.*

##### a) *Onychodactylus japonicus Houtt.*

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die zylindrischen Zellen der basalen Lage des Stratum germinativum sind nach hinten und außen geneigt. Die darüber liegenden Zellen haben im ganzen polyedrische Gestalt, sind aber distal in den äußern Lagen stark gestreckt und mit der Längsachse senkrecht zur Oberfläche der Kralle eingestellt. Eine Granulierung der Zellen konnte nicht festgestellt werden.

Die stark verhornte Schicht des Stratum corneum der Dorsalseite überdeckt nur die distale Hälfte der Endphalanx und ist mit ihrem proximalen Ende ventrad in das darunter liegende Gewebe abgebogen. An der Hornschicht sind Zellgrenzen nicht erkennbar. Dorsale und ventrale Partie der Kralle vereinigen sich distad zu einem einheitlichen, hakenförmigen Gebilde, das nach der Ventralseite abgebogen ist. Die innere Grenze der dorsalen und zum Teil auch ventralen Hornschicht bildet nach innen eigentümliche Fortsätze (Abb. 11).

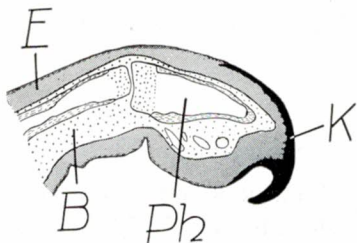


Abb. 11. *Onychodactylus japonicus Houtt.* Schematischer Längsschnitt durch die Kralle. Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; K = Krallen; E = Epidermis. (Vergr. ca. 20-fach.)



Die unmittelbar unter der schwarz pigmentierten Hornschicht liegenden Zellen sind leicht gelb gefärbt, also offenbar auch in Verhornung begriffen.

β) *Xenopus laevis* D a u d.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 8—15  $\mu$ .

Die Abgrenzung der Epidermis von dem darunter liegenden Gewebe ist in der proximalen Region nur wenig deutlich. Die Kralle läuft proximal ohne Grenze in die gewöhnliche Epidermis aus (Tafel 10 Fig. 35). Das darunter liegende Stratum germinativum ist zweischichtig und seine Zellen haben große, kugelige Kerne. Unmittelbar über diesen beiden Zellagen folgt der Hornmantel. Irgendwelche Struktur ist in letzterem wegen der starken Pigmentierung des Hornes nicht erkennbar. Nur die innerste Schicht des Hornes ist pigmentfrei und tritt als leuchtend-gelber Streifen klar hervor.

2. *Chelonia*.

α) *Podocnemys unifilis* T r o s c h. Nr. 1.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 10  $\mu$ .

Die Basallage des Stratum germinativum zeigt einen großen Reichtum an Kernen. Zellgrenzen sind nicht sichtbar. Die darüberliegenden Zellen mit verdickten Zellgrenzen haben abgeplattete Gestalt, ohne daß indessen eine Granulierung mit Sicherheit festgestellt werden konnte.

Wie bei *Crocodylus cataphractus* C u v. ist auch hier in einer mittleren Region der Krallenplatte das Stratum germinativum schwächer ausgebildet. Die Hornschicht wird proximo-distad schrittweise dicker. Über dem verhornten Teil der Krallenplatte liegt eine Schicht, die blau färbt und beim Schneiden leicht absplittert. Sie geht proximal, ohne in den Krallenfals einzutreten, in den Bereich der vorletzten Phalanx über.

Im Gebiet der Krallensohle ist die verhornte Schicht (gelbe Schicht) außerordentlich dünn. Über ihr folgt eine kompakte Schicht von blau gefärbten Zellen. Im darüberliegenden Gewebe des Stratum corneum finden sich große Hohlräume ähnlich denen, die ich im subcutanen Gewebe von *Nototrema* gefunden habe. Diese Bildung reicht jedoch nicht bis an das proximale Ende der Kralle, sondern verschwindet im Bereich der proximalen Hälfte der Endphalanx. Weiter proximal zeigt die Epidermis an der Ventralseite noch verschiedene Faltungen, um an der Basis der Phalanx in den Krallenwall überzugehen (Tafel 10 Fig. 36).

β) *Podocnemys unifilis* T r o s c h. Nr. 2.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Bei diesem Exemplar zeigt sich ventralwärts nichts von den erwähnten Hohlräumen des Stratum corneum, sondern die verhornte Schicht bildet den

Abschluß der Kralle nach außen, sowohl dorsal, als auch ventral (Tafel 11 Fig. 37).

γ) *Trionyx sinensis* W g m.

Färbung: Haemalaun-Pikronigrosin. Sagittalschnitte. Schnittdicke 10—15  $\mu$ .

Die Schnitte zeigen im wesentlichen das gleiche Bild wie bei *Podocnemys unifilis* Trosch. Nr. 2. Eine Granulierung der Zellen über dem Stratum germinativum konnte auch hier nicht beobachtet werden. Hingegen ist ein »Ausfüllhorn« sichtbar (Tafel 11 Fig. 38).

### 3. Zur vergleichenden Anatomie der Krallen.

Nach Boas, der sich zum erstenmal mit der vergleichenden Anatomie der Krallen eingehender beschäftigte (1884, 1894, 1931), sind Krallen, Nägel, Hufe und Klauen der Wirbeltiere durch einen gemeinsamen Bauplan gekennzeichnet. Als »ursprünglichstes« Gebilde sei hier die Kralle aufzufassen. Nach Boas bilden Krallensohle und Krallenplatte Regionen eines einheitlichen Ganzen. »Durch Rückbildung des Sohlenhornes und durch verringerte Krümmung der Krallenplatte (namentlich in der Querrichtung) entstand einerseits aus derselben der Nagel, während anderseits durch Verstärkung der Krallenplatte und des Sohlenhornes und durch verminderte Krümmung der ersteren in der Längsrichtung die Kralle zu einem Gebilde umgestaltet wurde, welches dazu geeignet war, in kleinerer (Rhinoceros etc.) oder größerer (Pferd, Wiederkäuer) Ausdehnung die Körperlast zu tragen, eine Funktion, welche bei den Krallentieren den Zehen- und Sohlenballen allein zukommt« (Boas 1931). So sei die Bildung einerseits der Nägel, anderseits der Klauen und Hufe zustande gekommen. Die Kralle ist nach Boas eine modifizierte Kegelschuppe. Die bei Amphibien vereinzelt vorkommenden Krallen erklärt Boas als analoge Bildungen der Amniotenkralle. Die Homologie dieser Organe wird also von ihm bestritten.

Die Auffassung von Boas, daß Krallenplatte und Krallensohle eine Einheit bilden, wurde von Gegenbaur (1885) in Zweifel gezogen. Er wendet sich gegen die von Zander (1884) vertretene Meinung, daß aus einem ursprünglich endständigen Gebilde ein dorsaler Nagel entstanden sei. Gleichzeitig scheint es Gegenbaur wegen der bei manchen Wirbeltieren durchaus verschiedenen Konsistenz der von Platte und Sohle gebildeten Hornmassen sehr fraglich, ob Platte und Sohle bei diesen Formen eine Einheit bilden. Anderseits nimmt auch Gegenbaur an, daß der Zustand der Schildkröten, wo das Horn von Krallensohle und Krallenplatte von beinahe gleicher Konsistenz ist, der primäre sei.

G o e p p e r t (1898) schließt sich ausdrücklich der Auffassung von B o a s an, daß die gesamte Kralle eine Einheit bilde. Er erklärt die Urodelenkrallen als Homologa der Amniotenkrallen. »Ich finde vielmehr den Urzustand der Kralle aller Wirbeltiere noch jetzt bei einzelnen Urodelen erhalten als einen einfachen, kappenartigen Hornüberzug spitzer Finger- und Zehenenden, erzeugt durch deren Inanspruchnahme.«

H a u s m a n n (1898) kommt zum Schluß, »daß die Kralle, nicht die Schuppe das genetisch ältere Gebilde ist, und daß ferner die Kralle schon bei Amphibien eine sehr verschiedene Ausbildungsweise erfährt und große Accomodationsfähigkeit besitzt, weshalb es uns nicht wundern kann, wenn wir bei sehr viel höher stehenden Tieren oftmals primitivere Krallenformen antreffen wie bei niedern.«

Der Verhornungsprozeß beginne bei Säugern erst nach der Bildung des Krallenfalzes, der Cutisleisten und der Cutispapillen. Im Bereich der Endphalanx werde kein Stratum lucidum gebildet. Die Verhornung beginne dorsal in der Mitte und schreite schnell proximalwärts fort. Der Prozeß der Verhornung der Sohle (bei *Talpa europaea* L. und *Dasypus novemcinctus* L.) beginne erst im postembryonalen Stadium. Die Konsistenz des Hornes hänge ab vom Druck, der auf dem Gewebe laste. Da dieser infolge der Biegung dorsal stärker sei als ventral, so werde entsprechend das dorsal gebildete Horn auch von besserer Konsistenz sein.

Der seit B o a s vorherrschenden Anschauung, daß sich aus der Kralle einerseits der Nagel und anderseits der Huf differenziert habe, schließt sich auch Z i e t s c h m a n n (1919) an. Er betont, daß zur Bildung des Hufes außer der Sohle und der Platte auch noch der »Ballen« (Zehenballen) beitrage, durch den die Sohle in den Hintergrund gedrängt werde. Beim Nagel fungiere der »Ballen« (Fingerballen) als »Tastorgan«.

Vergleicht man die Darstellungen, welche von B o a s (1884, 1894, 1931), G e g e n b a u r (1885), G o e p p e r t (1898), H a u s m a n n (1898), B r u h n s (1909), Z i e t s c h m a n n (1919) und S e i f e r t (1942) über den Aufbau der Tetrapodenkralle gegeben wurden, dann kann man sich des Eindrucks, daß in den Krallen wenigstens teilweise morphologisch ungleichwertige Organe vorliegen, kaum erwehren. Die Unterschiede betreffen sowohl die Topographie jener Teile, welche von den Autoren schlechthin als »Krallensohle« und »Krallenplatte« bezeichnet wurden, als auch die Struktur dieser Partien. Die Extreme in der Beziehung der genannten Teile werden am besten veranschaulicht durch den von S e i f e r t betonten Unterschied in der Struktur der Amphibienkralle (z. B. *Xenopus laevis* D a u d.) und eines Krallenorgans, wie wir es bei *Lacerta vivipara* J a c q. vorfinden. Während z. B. bei Am-



phibien (*Xenopus laevis* D a u d., *Siren lacertina* L., *Onychodactylus japonicus* H o u t t.) die der Hauptachse nach oberflächenparallelen Lagen des verhornten Materials von Sohle (Krallensohle) und Platte (Krallenplatte) kontinuierlich ineinander übergehen, findet sich bei Säugetieren und vielen Reptilien, z. B. bei *Lacerta vivipara* J a c q., eine Krallensohle, die in ihrer Struktur wesentlich von der Platte abweicht. Im Gegensatz zu den bei Amphibien vorliegenden Verhältnissen bildet die Kralle beim Lacertatypus nicht etwa einen einheitlichen Hornmantel, sondern die Platte überragt von dorsal die Weichteile der Endphalanx, während gleichzeitig im Längsschnitt das Material der Sohle an der Spitze der überragten Weichteile nach der Dorsalseite umbiegt und hier eine Terminallage bildet (B o a s 1894). Die Terminallage läuft als Fortsetzung der Sohle eine Strecke weit unter der Platte nach oben und hinten (Abb. 12). Man sieht, daß die Terminallage mit der Sohle eine einheitliche Schicht bildet.

Die Platte läßt im Längsschnitt zwei Hauptpartien erkennen, die bereits in ihrer Lagebeziehung an die dorsale und ventrale Partie der Amphibienkralle erinnern. Von größtem Interesse ist die Tatsache, daß die Matrix der Kralle beim Amphibientypus einen einheitlichen Mantel um den Cutisüberzug der Endphalanx bildet, während die Matrix von Sohle und Platte beim Lacerta-Typus vorn im Längsschnitt durch eine ausgedehnte sterile Zone (B o a s (1894) voneinander getrennt sind. Und Seifert hat 1942 für *Lacerta* auch

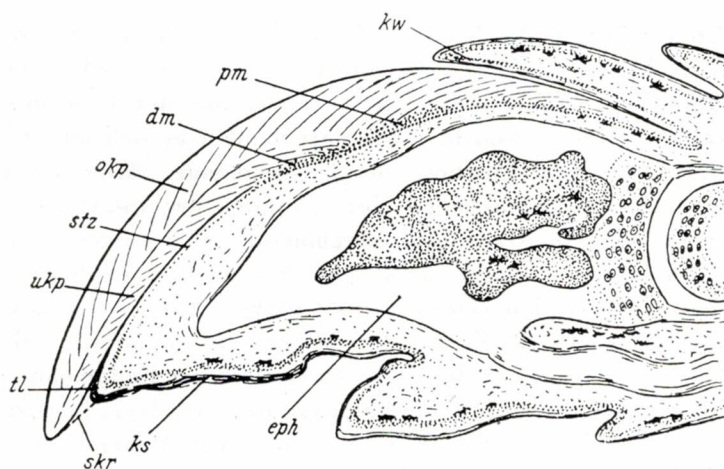


Abb. 12. *Lacerta vivipara* J a c q. Vorderkralle im Längsschnitt nach Seifert (1942). dm = Distal-Matrix; ks = Krallensohle; eph = Endphalanx; kw = Krallenwall; okp = Obere Krallenplatte; pm = Proximal-Matrix; skr = Seitenrand der Krallenplatte; stz = Sterilzone; tl = Terminallage; upk = Untere Krallenplatte. (Vergr. ca. 95-fach.)



eine völlig getrennte Anlage von Platte und Sohle in der Embryogenese festgestellt. Auf Grund dieses Befundes und des Vergleiches mit andern Amnioten ist Seifert zur Auffassung gelangt, daß die Krallen der Amnioten als Ganzes überhaupt nicht der »Primordialkralle« der Amphibien entsprechen. Nach Seifert wäre zwar die Krallensohle der Amnioten derjenigen der Amphibien homolog; die Krallenplatte der Amnioten dagegen sei ganz allgemein eine andere Bildung, in phylogenetischer Betrachtung eine Neubildung. Während die dorsale Partie der Primordialkralle der Amphibien rückgebildet worden sei, sei aus einer Kegelschuppe eine Krallenplatte entstanden. Allerdings sieht sich Seifert zur Stützung seiner Theorie genötigt, ein völlig hypothetisches Formstadium als phylogenetische Zwischenstufe anzunehmen. Abb. 13 zeigt die Interpretation verschiedener Krallentypen nach der Theorie von Seifert. Bei *Gecko vittatus* Houtt. wäre aus der modifizierten Kegelschuppe des hypothetischen Zwischenstadiums (das Seifert offenbar nicht nur morphologisch, sondern auch phylogenetisch deutet), bereits eine »Krallenplatte« entstanden, die allerdings noch einen kegelförmigen Innenraum aufweist. Bei *Lacerta vivipara* Jacq. ist dieser bereits verschwunden.

Die Ontogenese der Crocodilidenkralle hat uns gezeigt, daß hier, wie bei der Amphibienkralle, ein primär einheitliches Ganzes vorliegt. Der totalen Homologie dieser Organe (Primordialkralle der Amphibien und Crocodilidenkralle) steht also nichts im Wege. Ich bezeichne daher alle ontogenetisch primär einheitlichen Krallen als *Primordialkrallen*.

Vergleichen wir nun die juvenile Crocodilidenkralle mit der Kralle von *Gecko vittatus* Houtt. (Abb. 14), dann kann die wesentliche Übereinstimmung im Bau der »Krallenplatte« dieser Form mit der Crocodilidenkralle nicht bezweifelt werden; denn hier wie dort handelt es sich um einheitliche, selbst in ihrer innern Schichtung übereinstimmende, dütenförmige Horngebilde, spezialisierte, kegelförmige Hornschuppen des Integumentes in der Gegend der Endphalanx. Das einzige Argument, welches man bei oberflächlicher Betrachtung mit einem schwachen Schein von Recht gegen diese Homologisierung einwenden könnte, beruht darauf, daß bei der Crocodilidenkralle diese die terminale Partie der Endphalanx umhüllt, während die »Krallenplatte« von *Gecko* in der dorsalen Gegend der Endphalanx inseriert. Daß aber hieraus kein Grund gegen die erwähnte Homologie konstruiert werden kann, ergibt sich daraus, daß, »wenn aus einer Mehrzahl gleichartiger Materialeinheiten des Organismus einzelne bei verschiedenen, planähnlichen Lebewesen übereinstimmende Form und Lagebeziehung zum ganzen Organismus aufweisen, sie unbekümmert um ihre seriale Anlage im Hinblick auf das Ganze homolog sind« (N a e f 1931). Denn maßgebend für die Homologie ist

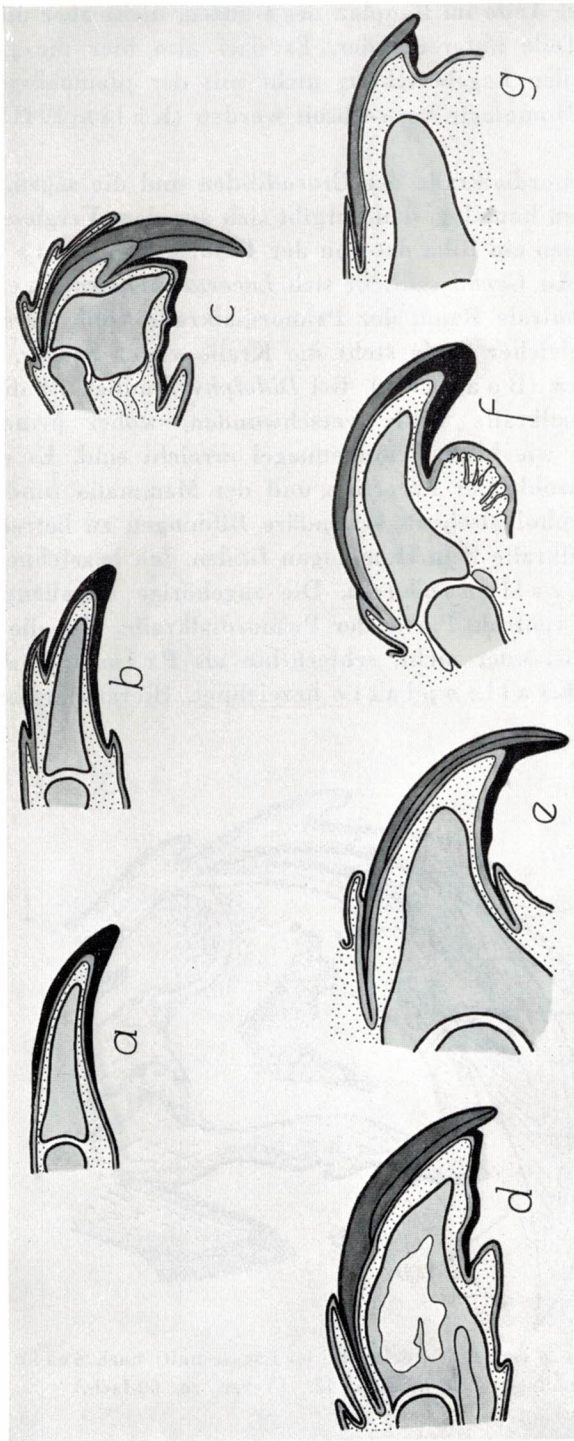


Abb. 13. Schema der Homologisierung verschiedener Krallentypen nach der Theorie von Seifert. (Modifiziert nach Seifert 1942.) Die von Seifert homologisierten Teile sind in gleicher Tönung dargestellt.  
a *Xenopus laevis* Daud.; b *Hypothetisches Stadium*; c *Gecko vittatus* Houtt.; d *Lacerta vivipara* Jacq.; e *Felis ocreata* Gmelin; f *Didelphys*; g *Homo*.

die Lagebeziehung der Teile im Bauplan des Ganzen, nicht aber die spezielle Lagebeziehung der Teile untereinander. Es darf also hier die planmäßige Kategorie der speziellen Lagebeziehung nicht mit der planmäßigen Fundamentalkategorie der Homologie verwechselt werden (Kälin 1941).

Sind aber die Primordialkralle der Crocodiliden und die sogen. »Krallenplatte« der Geckoniden homolog, dann ergibt sich aus dem Vergleich der verschiedenen Krallentypen ein Bild, das von der Theorie Seiferts wesentlich abweicht (Abb. 15). An *Gecko* schließt sich *Lacerta vivipara* Jacq. an, bei welcher Form der zentrale Raum der Primordialkralle völlig verschwunden ist. Auf wesentlich gleicher Stufe steht die Kralle vieler Säuger, z. B. von *Felis ocreata* Gmelin (Boas 1931). Bei *Didelphys* endlich ist die ventrale Partie der Primordialkralle völlig verschwunden, wobei prinzipiell die gleichen Verhältnisse wie beim Primatennagel erreicht sind. Es ergibt sich also, daß die Krallensohle der Lacertilia und der Mammalia (und vielleicht auch der Vögel) morphologisch als sekundäre Bildungen zu betrachten sind und in der Primordialkralle kein Homologon finden. Ich bezeichne sie daher als sekundäre Krallensohlen. Die zugehörige »Krallenplatte« sei je nachdem auch die ventrale Partie der Primordialkralle, also die Sohle der letzteren vorhanden ist oder nicht, schlechthin als Primordialkralle oder als primäre Krallenplatte bezeichnet. Hieraus ergibt sich fol-

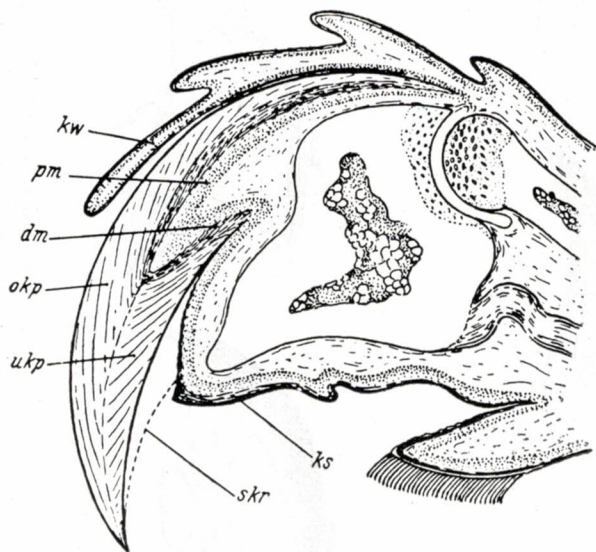


Abb. 14. *Gecko vittatus* Houtt. Vorderkralle im Längsschnitt nach Seifert (1942).  
Bezeichnungen wie in Abb. 12. (Vergr. ca. 60-fach.)



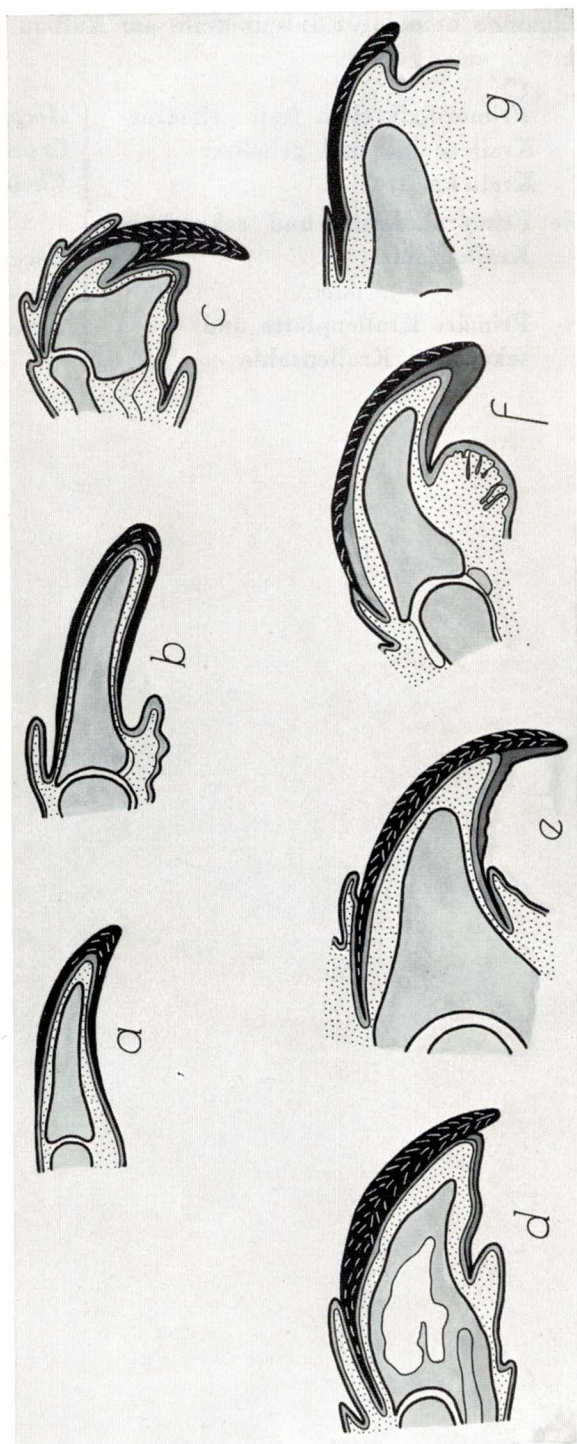


Abb. 15. Schema der Homologisierung verschiedener Krallentypen mit Berücksichtigung der Crocodiliden. Die homologisierten Teile sind in übereinstimmenden Tönen dargestellt. mit Berücksichtigung der Darstellung von Seifert 1942.

a) *Xenopus laevis* Daud.; b) *Alligator mississippiensis* Daud.; c) *Gecko vittatus* Houtt.; d) *Lacerta vivipara* Jacq.; e) *Felis ocreata* Gmelin; f) *Didelphys*; g) *Homo*.



gendes Schema der Teilnahme homologer Bestandteile am Aufbau verschiedener Wirbeltierkrallen:

Einfache Kralle:	Primordialkrallen (mit primärer Krallensohle und primärer Krallenplatte)	} <i>Amphibia</i> <i>Crocodylia</i> <i>Chelonia</i> ?
Zusammengesetzte Kralle:	Primordialkralle und sekundäre Krallensohle oder Primäre Krallenplatte und sekundäre Krallensohle	} <i>Lacertilia</i> <i>Mammalia</i> <i>Aves</i> ?

### III. Zur Ontogenese des Autopodium

#### A. Historisches

Die ersten anatomischen Beschreibungen des Hand- und Fußskelettes der *Crocodylia* knüpfen sich an die Namen Cuvier (1824) und Meckel (1824). Bereits Gegenbaur (1864) nahm an, daß im Carpus der Crocodyliden die Carpalia distalia 3, 4 und 5 miteinander verschmolzen seien. Außerdem bilden nach Gegenbaur die Carpalia distalia 1 und 2 ein Verschmelzungsprodukt. Die selbständigen, isolierten Anlagen der Carpalia distalia 3, 4 und 5 und ihre Verschmelzung, ebenso wie die Bildung des »Centrale« durch Verschmelzung von drei Elementen, sind erstmals von Kükenthal (1893) festgestellt worden. Von den beiden proximalen Elementen des Tarsus betrachtete Gegenbaur das außen gelegene als Astragalo-Naviculare (Verschmelzungsprodukt von Tibiale, Intermedium und Centrale), das innen gelegene dagegen als Calcaneus (Fibulare). In der distalen Reihe des Tarsus seien einerseits die Tarsalia distalia 1, 2 und 3, anderseits die Tarsalia distalia 4 und 5 miteinander verschmolzen.

Steiner (1922, 1934) hat erstmals die Ontogenese des Crocodyliden-Autopodiums genauer untersucht und dabei eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit dem allgemeinen Bauplan der primitiven Tetrapoden-Extremität festgestellt. Durch die Anlage von vier Centralia, sowie die besondere Anordnung der ontogenetisch primären Elemente im vordern und hintern Autopodium besteht, wie Steiner für die Gruppe der *Alligatorinae* (es handelte es sich um »Caimane«) zeigen konnte, im wesentlichen gleicher Aufbau dieses Skelettabschnittes, wie bei gewissen *Stegocephalia* (*Archegosaurus*, *Eryops*, *Trematops*).

Nach den Untersuchungen von Steiner ergibt sich für den Aufbau des Carpus bei »Caimanen« folgendes Bild: Von den beiden in so auffallender Weise in proximo-distaler Richtung gestreckten Elementen des entwickelten Carpus ist das radial gelegene ein Verschmelzungsprodukt von Centrale radiale proximale, Intermedium und Rudiment des Radiale ( $C_{rp} + J + R_{rud.}$ ). Das ulnar gelegene ist ein echtes Ulnare (U). Im proximo-ulnaren Winkel des Autopodium sitzt eine dem Säugetier-Pisiforme homologes Pisiforme (Pi). Distal vom Ulnare liegt das Verschmelzungsprodukt der Carpalia distalia 3, 4 und 5 ( $C_{d3} + 4 + 5$ ). Carpale distale 1 verschmilzt mit dem Metacarpale I, während Carpale distale 2 an Steiners Material offenbar selbständig blieb. Das sogenannte »Centrale« entsteht aus der Verschmelzung von Centrale

radiale distale, Centrale ulnare proximale und Centrale ulnare distale ( $Crd + Cup + Cud$ ).

Im Tarsus fand Steiner eine erste Anlage der einzelnen ontogenetisch primären Elemente, welche in »weitgehend gleicher, homodynamer Art und Weise«, wie jene der Carpus-Elemente erfolgte. Das unmittelbar distal an die Tibia anschließende Stück ist ein Verschmelzungsprodukt von Intermedium, Centrale tibiale proximale und Tibiale und vielleicht auch Centrale tibiale distale ( $J + Ctp + T + Ctd?$ ). Es gelenkt auch mit der Fibula. Das distal an diese anknüpfende Stück (der sog. »Calcaneus«) wird von den ontogenetisch primär selbständigen Anlagen von Fibulare und Pisiforme ( $Fi + Pi$ ) gebildet. Das Tarsale distale 1 ist höchst wahrscheinlich mit dem Metatarsale I verschmolzen ( $Mt I + Td 1$ ). Die Tarsalia distalia 2 und 3 blieben an Steiners Material offenbar selbständig. Dagegen erscheint nach den Ausführungen Steiners zu urteilen das weitere Schicksal der frühembryonal nachgewiesenen Anlagen von Centrale fibulare proximale und Centrale fibulare distale ungewiß.

Holmgren (1933, 1939) hat ebenfalls den Carpus und Tarsus der Crocodiliden untersucht und dieselben Anlagen an *Crocodylus niloticus* Laur. feststellen können. Dagegen weichen die Angaben Holmgrens über die Verschmelzungsvorgänge im hintern Autopodium zum Teil von denjenigen Steiners ab.

Im folgenden soll namentlich festgestellt werden, wie weit sich die bei »Caimanen« von Steiner festgestellten Verhältnisse am vorliegenden Material mit denjenigen von *Crocodylus* decken. Außerdem wurden auch *Caiman crocodilus* Laur., *Caiman latirostris* Daud., *Gavialis gangeticus* Gmelin, *Alligator mississippiensis* Daud. und *Melanosuchus niger* Spix berücksichtigt. Im weitem soll geprüft werden, welche Stadien der Verschmelzung der autopodialen Elemente von Hand und Fuß der Crocodiliden an diesem Material zu unterscheiden sind. Ebenso wird die Zahl und Anordnung der Ossifikationszentren untersucht werden.

Für das auf den Radius folgende Verschmelzungsprodukt von rudimentärem Centrale radiale proximale, Radiale und Intermedium schlage ich die Bezeichnung *Synradiale* vor, für das der Tibia sich anfügende Skelettstück (Verschmelzungsprodukt von Centrale tibiale proximale, Tibiale und Intermedium) den Namen *Syntibiale*, für das an die Fibula sich anschließende Verschmelzungsprodukt von Fibulare und Pisiforme die Bezeichnung *Synfibulare*, für die vereinigten Centralia den Namen *Syncentrale*.



## B. Eigene Untersuchungen

Folgende Objekte wurden zur Untersuchung von Carpus und Tarsus herangezogen:

*Crocodylus porosus* *Schneid.*: 3 Embryonen (Nr. 1, 2 und 4) und 1 juveniles Tier (Nr. 3).

*Melanosuchus niger* *Spix* Nr. 1, Embryo.

*Caiman crocodilus* *Laur.*: 5 Embryonen (Nr. 1, 3, 4, 5 und 6).

*Caiman latirostris* *Daud.*: 2 juvenile Tiere (Nr. 1 und 2).

*Gavialis gangeticus* *Gmelin*: 1 juveniles Tier.

*Alligator mississippiensis* *Daud.*: 2 juvenile Tiere (Nr. 2 und 3).

### 1. Carpus.

#### a) *Crocodylus porosus* *Schneid.*

##### 1. Stadium (Nr. 2.)

Färbung: Boraxkarmin-Mucikarmin. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Der ganze Carpus besteht aus Mesenchym-Konzentrationen, Vorknorpel und Knorpel. Am distalen Ende des Radius findet sich eine mesenchymatöse Kernsammlung, die eine Fortsetzung desselben bildet. Es handelt sich um Material, das der Lage nach dem von *Steiner* als Radiale nachgewiesenen Element entspricht. An den Radius schließen sich zwei Zentren aus Knorpel an, von welchen das eine gegen die Ulna einen mesenchymatösen Fortsatz bildet und wegen seiner Lage über der Arteria interossea zur Annahme berechtigt, daß es sich hier um das Intermedium handelt. Das andere, größere Knorpelzentrum, welches distad an den Radius anschließt, steht auch in Verbindung mit dem genannten, dem Radiale offenbar homologen Mesenchym. Es ist das Centrale radiale proximale. Distad läuft es ohne scharfe Grenzen in lockeres Mesenchym aus, in welchem noch an zwei Stellen eine Konzentration von Kernen zu beobachten ist. Der Lage nach dürfte es sich um die Anlagen von Centrale radiale distale und Centrale ulnare proximale handeln. Die zwischen diesen Anlagen zu erwartende Spur des Centrale ulnare distale konnte am vorliegenden Objekt nicht festgestellt werden. Anschließend an die Ulna findet sich eine knorpelige Anlage eines Ulnare, sowie die Mesenchymanlage des Pisiforme.

Im Gebiet der Carpalia distalia tritt Carpale distale 4 als selbständiges Knorpelzentrum und Carpale distale als vorknorpeliges Zentrum auf, während Carpale distale 2 als eine Mesenchymverdichtung erkennbar ist. Carpale distale 1 ist nicht festzustellen; dasselbe gilt für Carpale distale 5. Vielleicht ist es im proximalen Ende des Metacarpale V enthalten, welches eine entsprechende Verbreiterung zeigt.

Die Metacarpalia II, III und IV sind bereits teilweise knorpelig, während die Metacarpalia I und V noch im Stadium des Vorknorpels sind. Keines von ihnen ist vom Material der Phalangen abgesetzt, sondern jedes Metacarpale geht distad direkt in das strahlenförmige Mesenchym der Phalangen über, in dem sich die einzelnen Fingerglieder noch nicht unterscheiden lassen (Tafel 11 Fig. 39).

## 2. Stadium (Nr. 1).

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die perichondrale Ossifikation ist an beiden Knochen des Zeugopodiums der Vorderextremität vorhanden und ebenso an den Metacarpalia I—III. Es muß angenommen werden, daß auch am Humerus die perichondrale Ossifikation mindestens ebenso stark ist wie bei den Knochen des Zeugopodiums. (Konnte am vorliegenden Objekt nicht untersucht werden.) Im übrigen ist die ganze Vorderextremität knorpelig.

Im Carpus sind Intermedium und Centrale radiale proximale zu einem einheitlichen Komplex verschmolzen, in welchem vielleicht auch das Rudiment des Radiale enthalten ist (Synradiale). Auch der Komplex der Centralia ist einheitlich geworden (Syncentrale). In der Reihe der Carpalia distalia sind Carpale 3, 4 und 5 verschmolzen, während Carpale distale 2 selbständig ist. Alle sichtbaren Phalangen sind durch Anlage von Gelenken deutlich gegeneinander abgesetzt.

## 3. Stadium (Nr. 4).

Färbung: Haematoxylin-Eosin. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ . Aufhellungspräparat.

Die perichondrale Ossifikation ist bereits am Synradiale und am Ulnare aufgetreten. Die Auflösung des Knorpels hat bei beiden in den mittleren Partien begonnen. Ebenso tritt sie nun bei sämtlichen Phalangen mit Ausnahme der Endphalanx vom 5. Finger und der beiden letzten Phalangen vom 4. Finger in Erscheinung. Ganz knorpelig sind außer den genannten Endphalangen noch das Pisiforme, sowie das Syncentrale, das Carpale distale 2 und das Verschmelzungsprodukt der Carpalia distalia 3, 4 und 5. Im Carpus sind keine weiteren Verschmelzungen aufgetreten (Abb. 16 a).

## 4. Stadium (Nr. 3).

Färbung: Haematoxylin-Eosin. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ . Aufhellungspräparat.

Die perichondrale Ossifikation hat auch das Pisiforme ergriffen. Die Endphalanx des 4. Fingers ist an diesem Präparat leider verlorengegangen, aber auf Grund von Befunden an andern Jungtieren ist sie wahrscheinlich noch

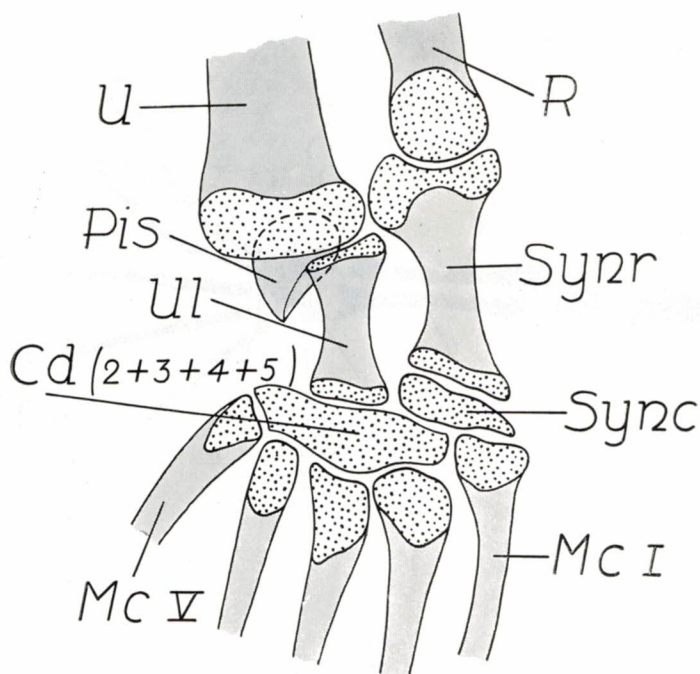


Abb. 17 a. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 3. Carpus. Ossifikation grau, Knorpel punktiert. (Vergr. ca. 8-fach.) R = Radius; U = Ulna; Synr = Synradiale; Ul = Ulnare; Pis = Pisiforme; Cd (2 + 3 + 4 + 5) = Carpalia distalia 2 + 3 + 4 + 5; Sync = Syncentrale; Mc I—V = Metacarpalia I—V.

nicht verknöchert. Dasselbe gilt für die dritte Phalanx des 5. Fingers. Das Syncentrale und das Verschmelzungsprodukt der Carpalia distalia 2, 3, 4 und 5 sind noch völlig knorpelig (Abb. 16 b und 17 a).

#### b) *Caiman crocodilus* Laur.

##### 1. Stadium (Nr. 4).

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Radius und Ulna zeigen perichondrale Ossifikation. Der Carpus nimmt zwischen demjenigen des ersten und zweiten Stadiums von *Crocodylus porosus* Schneid. eine Mittelstellung ein. Die knorpeligen Carpalia distalia 2 und 3 sind noch selbständig. Dagegen hat die Verschmelzung von Carpale distale 4 und 5 begonnen. Das ganze Autopodium ist noch knorpelig mit Ausnahme der Phalangen 3 und 4 des vierten Strahles und 3 des fünften Strahles, die noch mesenchymatös sind.



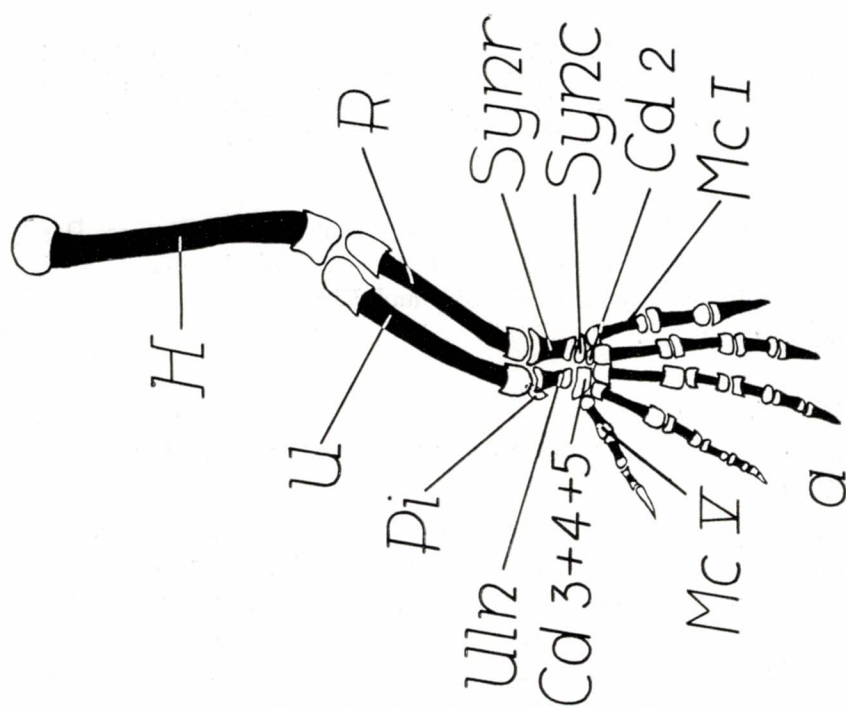


Abb. 16 a. *Crocodylus porosus* S ch n e i d. Nr. 4.  
Ossifikationsschema der Vorderextremität.

(Vergr. ca. 3-fach.)

H = Humerus. Alle andern Bezeichnungen wie in Abb. 17 a.

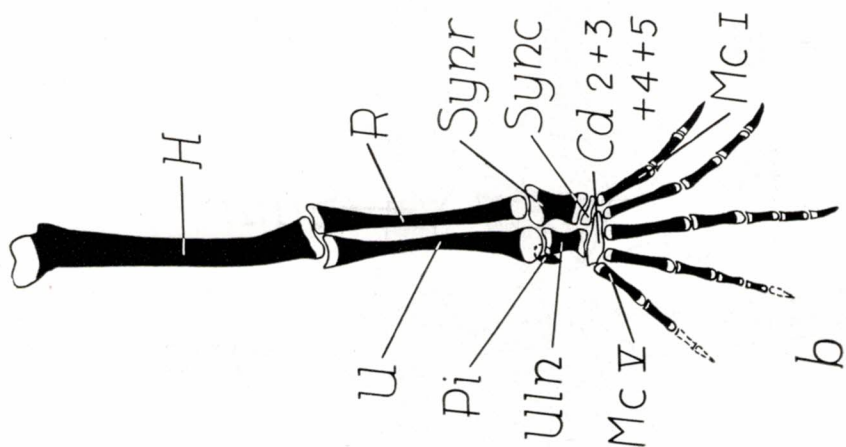


Abb. 16 b. *Crocodylus porosus* S ch n e i d. Nr. 3.  
Ossifikationsschema der Vorderextremität.

(Vergr. ca. 2-fach.)

H = Humerus. Alle andern Bezeichnungen wie in Abb. 17 a.

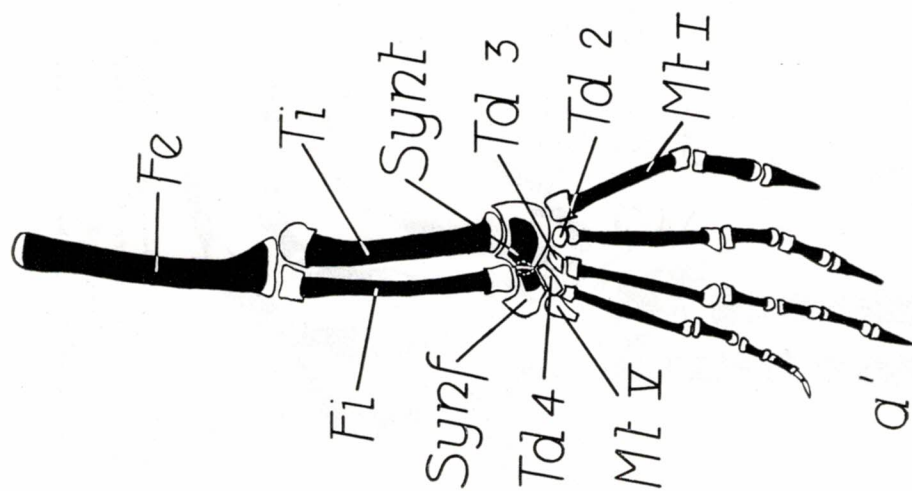


Abb. 16 a', *Crocodylus porosus* *Schneid.* Nr. 4.  
Ossifikationsschema der Hinterextremität.

(Vergr. ca. 3-fach.)

Fe = Femur. Alle andern Bezeichnungen wie  
in Abb. 17 b.

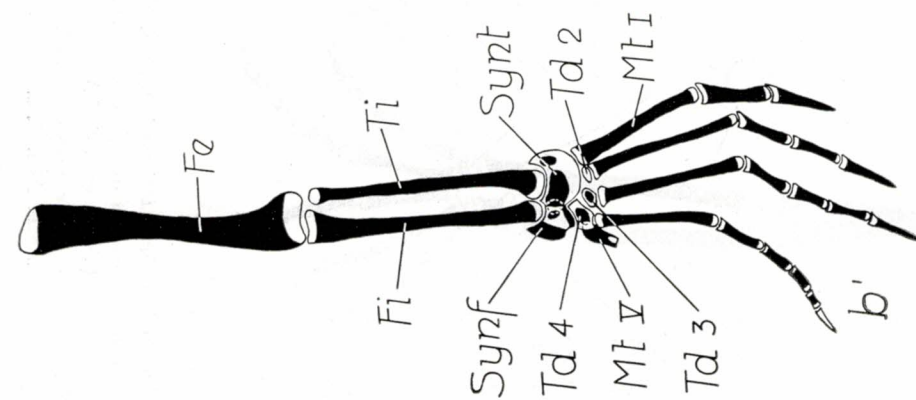


Abb. 16 b', *Crocodylus porosus* *Schneid.* Nr. 3.  
Ossifikationsschema der Hinterextremität.

(Vergr. ca. 2-fach.)

Fe = Femur. Alle andern Bezeichnungen wie  
in Abb. 17 b.

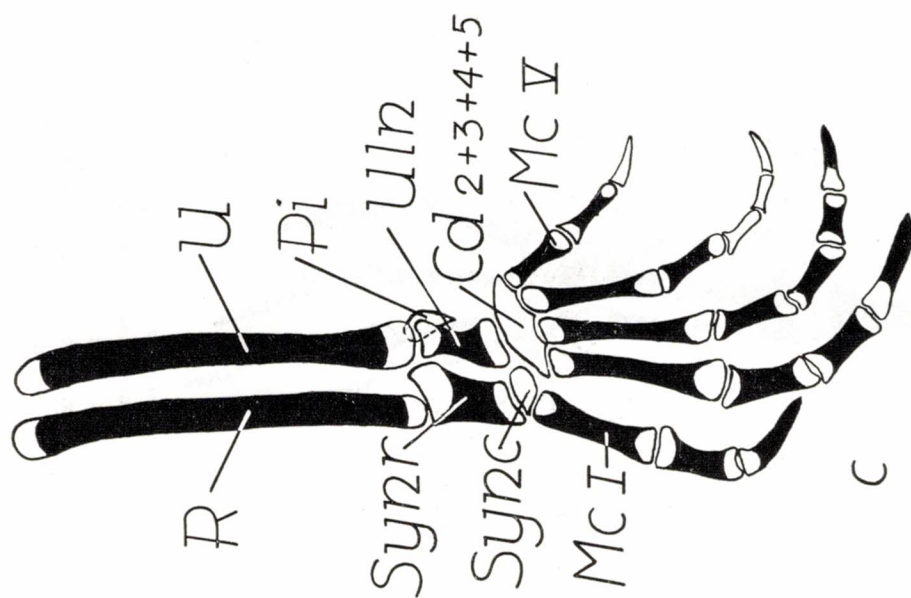


Abb. 16 c. *Melanosuchus niger* S p i x Nr. 1.  
Ossifikationsschema der Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 8-fach.)

Alle Bezeichnungen wie in Abb. 17 a.

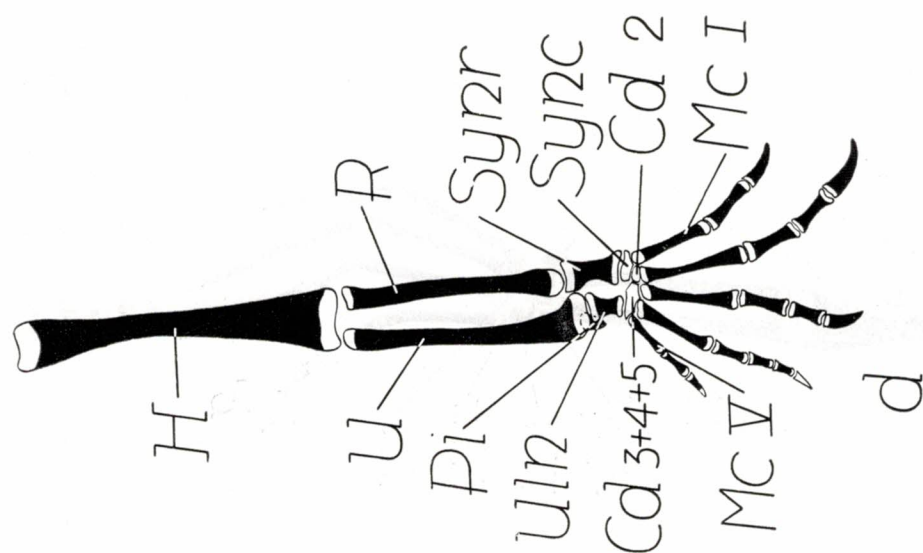


Abb. 16 d. *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2.  
Ossifikationsschema der Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 2-fach.)

*H* = Humerus. Alle andern Bezeichnungen wie in Abb. 17 a.



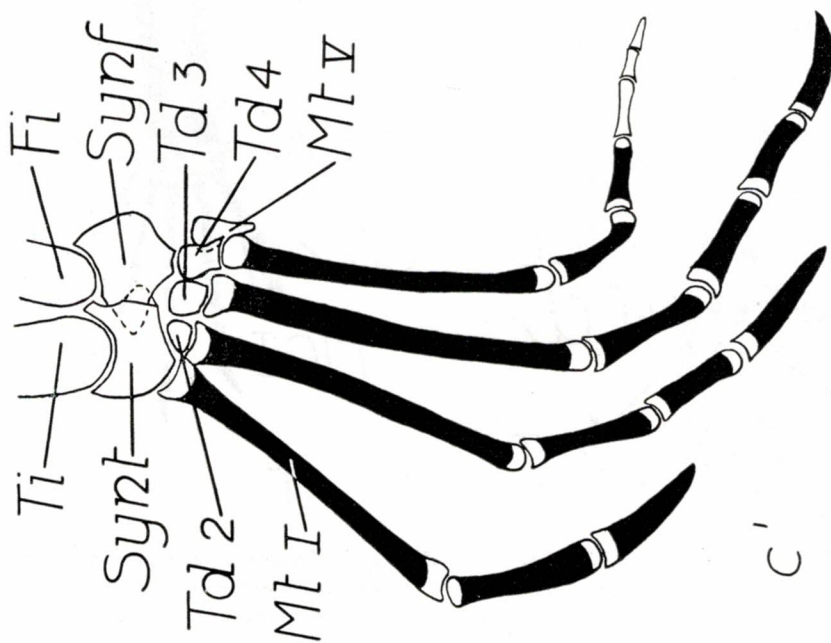


Abb. 16 c', *Melanosuchus niger* S p i x Nr. 1.  
Ossifikationsschema der Hinterextremität.

(Vergr. ca. 8-fach.)

Alle Bezeichnungen wie in Abb. 17 b.

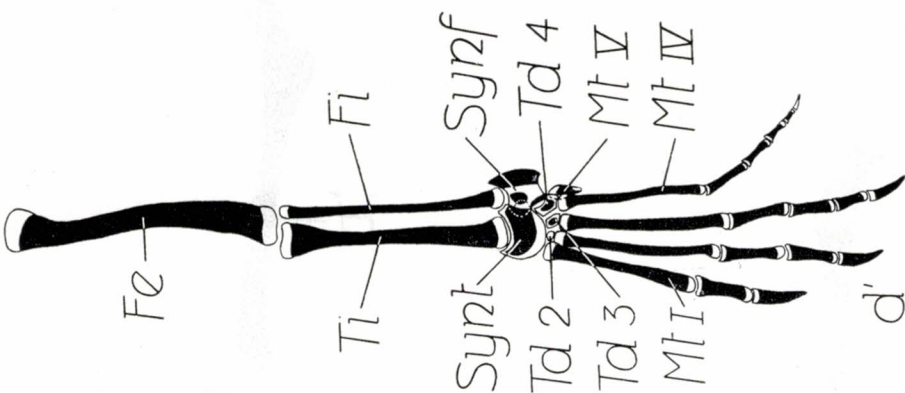


Abb. 16 d', *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2.  
Ossifikationsschema der Hinterextremität.

(Vergr. ca. 2-fach.)

Fe = Femur. Alle andern Bezeichnungen wie in Abb. 17 b.

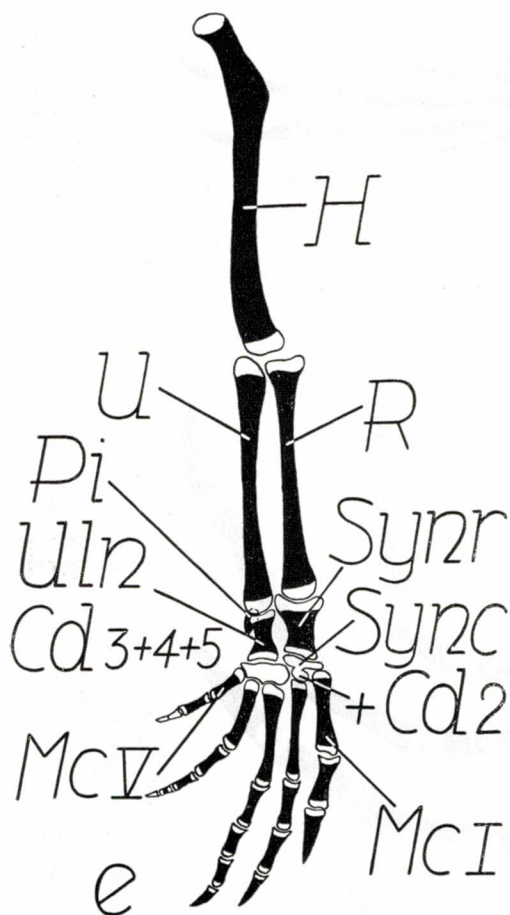


Abb. 16 e. *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 1.  
Ossifikationsschema der Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 2-fach.)

H = Humerus. Alle andern Bezeichnungen  
wie in Abb. 17 a.

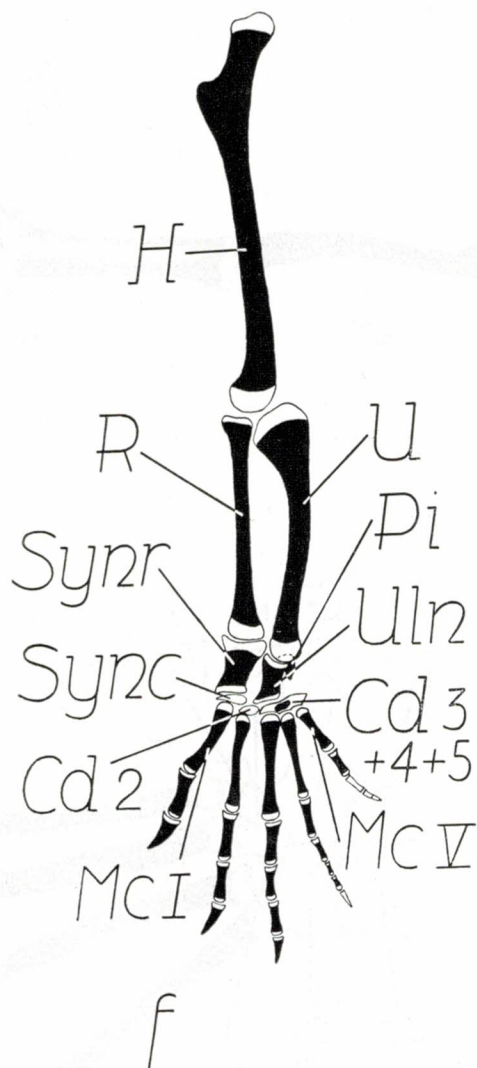


Abb. 16 f. *Gavialis gangeticus* G m e l i n Nr. 1.  
Ossifikationsschema der Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 2-fach.)

H = Humerus. Alle andern Bezeichnungen  
wie in Abb. 17 a.

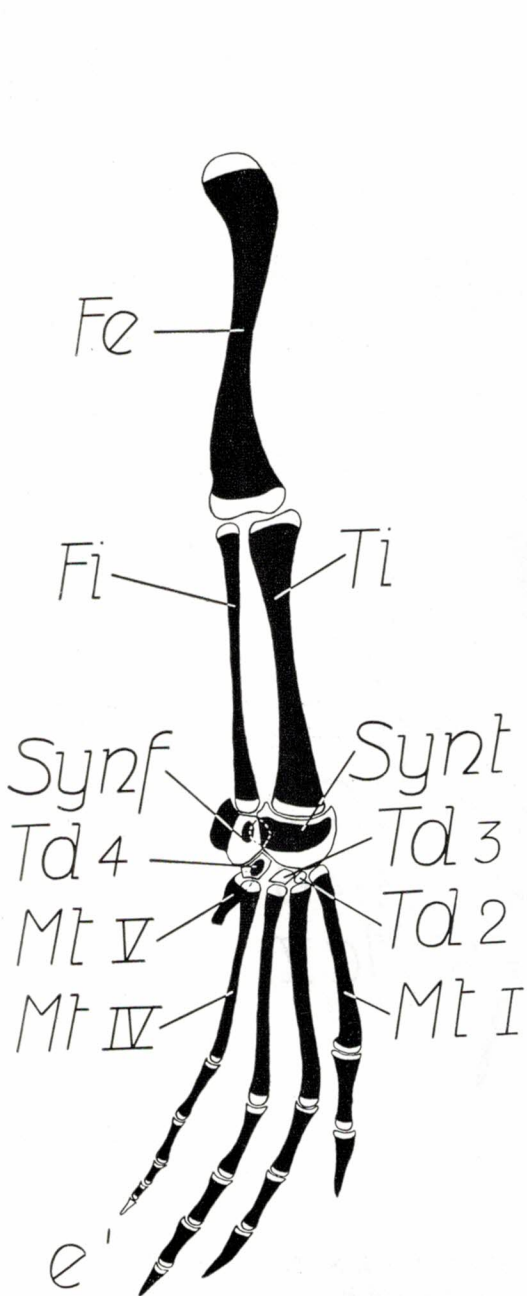


Abb. 16 e'. *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 1.  
Ossifikationsschema der Hinterextremität.  
(Vergr. ca. 2-fach.)

Fe = Femur. Alle andern Bezeichnungen  
wie in Abb. 17 b.

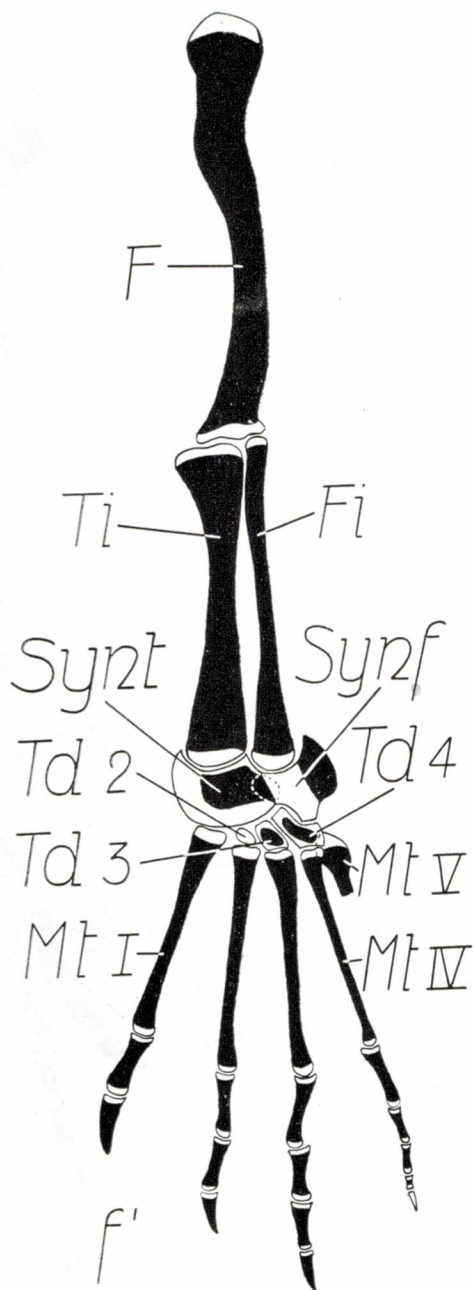


Abb. 16 f'. *Gavialis gangeticus* G m e l i n Nr. 1.  
Ossifikationsschema der Hinterextremität.  
(Vergr. ca. 2-fach.)

Fe = Femur. Alle andern Bezeichnungen wie  
in Abb. 17 b.



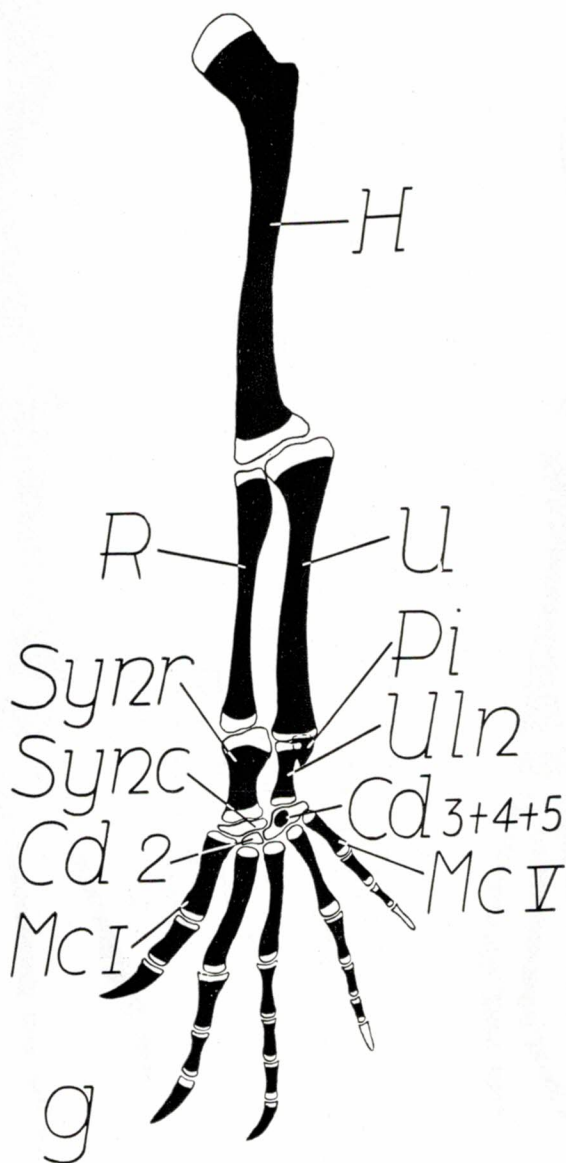


Abb. 16 g. *Alligator mississippiensis* D a u d. Nr. 3.

Ossifikationsschema der Vorderextremität.

(Vergr. ca. 2-fach.)

H = Humerus. Alle andern Bezeichnungen wie  
in Abb. 17 a.

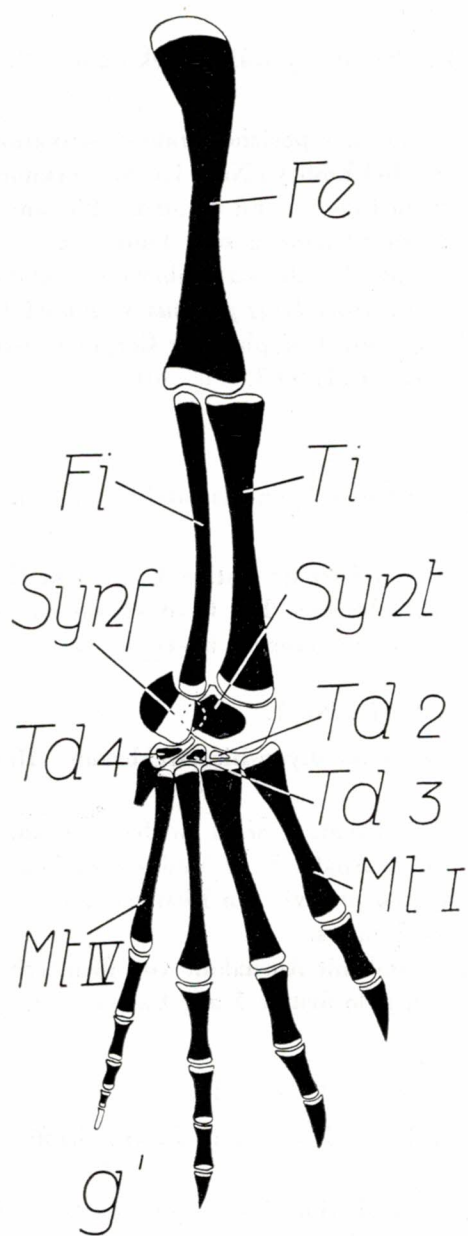


Abb. 16 g'. *Alligator mississippiensis* D a u d. Nr. 3.  
 Ossifikationsschema der Hinterextremität.  
 (Vergrößerung ca. 5-fach.)  
 Fe = Femur. Alle andern Bezeichnungen wie  
 in Abb. 17 b.

## 2. Stadium (Nr. 1 und 5).

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Bei Embryo Nr. 5 hat die perichondrale Ossifikation bereits die Metacarpalia I—IV ergriffen. Bei Embryo Nr. 1 ist die Verknöcherung auch auf die zweite Phalanx des ersten Fingers und die dritte Phalanx des zweiten Fingers übergetreten. Alle andern Phalangen sind knorpelig.

Der Zustand des Carpus bei diesen Embryonen entspricht ungefähr demjenigen von Stadium 3 bei *Crocodylus porosus* *Schneid.* Die Verschmelzung des Carpale distale 3 mit dem Komplex der Carpalia distalia 4 und 5 hat bei beiden Embryonen begonnen (Tafel 12 Fig. 40).

## 3. Stadium (Nr. 3).

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die Verschmelzung von Carpale distale 3 mit dem Komplex der Carpalia distalia 4 und 5 ist abgeschlossen. Die Ossifikation hat auf das Radiale und die vierte Phalanx des dritten Fingers übergegriffen.

### c) *Melanosuchus niger* *Spix* Nr. 1.

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die perichondrale Ossifikation wird beobachtet an Radius, Ulna, Synradiale, Ulnare, den Metacarpalia I—V und sämtlichen Phalangen mit Ausnahme der zweiten, dritten und vierten Phalanx des vierten Fingers und der Endphalanx des dritten Fingers.

Bei diesem Embryo sind mit Ausnahme von dem wahrscheinlich im Metacarpale I enthaltenen Carpale distale 1 alle Carpalia distalia miteinander verschmolzen (Abb. 16 c).

### d) *Caiman latirostris* *Daud.* Nr. 1 und 2.

Färbung: Haematoxylin-Eosin. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12—40  $\mu$ . Aufhellungspräparat.

Die perichondrale Ossifikation des Carpus ist, abgesehen vom Synradiale und dem Ulnare, auch am Pisiforme aufgetreten. Mit Ausnahme der Endphalangen vom vierten Finger sind bei *Caiman latirostris* *Daud.* Nr. 2 sämtliche Phalangen mit perichondraler Ossifikation ausgezeichnet (Abb. 16 d). Bei Nr. 1 sind außerdem noch die beiden letzten Phalangen des fünften Fingers knorpelig (Abb. 16 e).



Das Stadium schließt sich an das Stadium 4 von *Crocodylus porosus* *Schneid.* an. Im Gegensatz zu den bisherigen Befunden ist bei einem dieser Tiere (Nr. 1) das Carpale distale 2 mit dem Syncentrale in Verschmelzung begriffen.

e) *Gavialis gangeticus* *Gmelin* Nr. 1.

Aufhellungspräparat.

Im Complex der Carpalia distalia 3, 4 und 5 tritt ein enchondrales Ossifikationszentrum auf, das der Lage nach dem Carpale distale 4 entsprechen würde. Im übrigen schließt dieses Stadium im wesentlichen an das von *Caiman latirostris* *Daud.* Nr. 1 an (Abb. 16 f).

f) *Alligator mississippiensis* *Daud.* Nr. 2 und 3.

Aufhellungspräparat.

Die Ossifikation ist ungefähr auf dem gleichen Stadium wie bei *Gavialis gangeticus* *Gmelin* Nr. 1 (Abb. 16 g).

#### *Zusammenfassung.*

Die von *Steiner* festgestellte Anordnung der Elemente im Carpus der *Crocodylia* konnte, soweit es die geringe Zahl der embryonalen Stadien erlaubte, durchaus bestätigt werden. Da indessen auf dem ersten und zweiten Stadium bei *Crocodylus porosus* *Schneid.* das Centrale ulnare distale nicht beobachtet werden konnte, wird bei der Gattung *Crocodylus* dieses Element eventuell überhaupt nicht mehr angelegt. Das wäre auch deshalb nicht verwunderlich, weil die *Alligatorinae* vergleichend-morphologisch zweifellos auf einer ursprünglicheren Evolutionsstufe stehen. Bei *Crocodylus porosus* *Schneid.* verschmelzen zuerst die Elemente des radialen Komplexes zum Synradiale und der Centralia zum Syncentrale. Dann erst erfolgt die Verschmelzung der Carpalia distalia 3, 4 und 5. Bei *Crocodylus porosus* *Schneid.* und *Melanosuchus niger* *Spix* verschmilzt auch das Carpale distale 2 meist mit den übrigen Carpalia distalia, während in einem Falle die Verschmelzung des Carpale distale 2 mit dem Syncentrale beobachtet werden konnte.

Die Ossifikation des Carpus beginnt zuerst im Synradiale und im Ulnare. Es handelt sich um eine »diaphysenförmige«, perichondrale Ossifikation. Dann erst folgt die perichondrale Ossifikation des Pisiforme und kurz darauf, nach Befund an *Gavialis gangeticus* *Gmelin* Nr. 1 und *Alligator mississippiensis* *Daud.* Nr. 2, die enchondrale Ossifikation vom Complex der Carpalia distalia.

## 2. Tarsus.

### a) *Crocodylus porosus* Schneid.

#### 1. Stadium (Nr. 2).

Färbung: Boraxkarmin-Mucikarmin. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Der ganze Carpus besteht aus Mesenchym-Konzentrationen, Vorknorpel und Knorpel. Distal von der Tibia liegen die Anlagen von zwei Tarsuselementen, von denen die eine, am tibialen Rand vom Tarsus gelegene, das noch mesenchymatöse Tibiale ist, die andere gegen die Fibula liegende dagegen ist nach der Position über der Arteria interossea als ein knorpeliges Intermedium aufzufassen. Die distale Verlängerung des Tibiale dürfte wohl dem Centrale tibiale proximale entsprechen. Allerdings handelt es sich nicht um eine separate Anlage, sondern nur um eine Region innerhalb eines einheitlich erscheinenden, mesenchymatösen bis vorknorpeligen Materials. Das Fibulare ist bereits knorpelig. Ein mesenchymatöser Auswuchs des letzteren ist wohl dem Pisiforme homolog. Die Tarsalia distalia 3 und 4 sind bereits knorpelig. Tarsale distale 2 und Tarsale distale 5 sind erst schwach mesenchymatös.

Da weder ein Tarsale distale 1 noch die Anlagen der Centralia fibularia und des Centrale tibiale distale zu beobachten sind, erscheint es fraglich, ob diese Elemente bei *Crocodylus* überhaupt noch selbständig angelegt werden. Zwar wird bei dieser Gattung auch von Holmgren (1933) die Anlage des genannten Komplexes von drei Centralia behauptet, in der von ihm gegebenen Abbildung habe ich aber davon nichts Bestimmtes bemerken können. Das Material des Tarsale distale 1 ist möglicherweise, wie Holmgren (1933) und Steiner (1934) annehmen, im proximalen Ende des Metatarsale I aufgegangen.

Die Metatarsalia sind durchweg knorpelig, und das Metatarsale V scheint relativ zu den übrigen Metatarsalia viel länger, als dies im adulten Zustand oder schon bei Jungtieren der Fall ist. Im Gegensatz zum Befund im Carpus sind die Metatarsalia deutlich von den zugehörigen Phalangenstrahlen abgesetzt. Indessen lassen diese noch keine Gliederung erkennen und bestehen zur Hauptsache noch aus Mesenchym (Tafel 12 Fig. 41).

#### 2. Stadium (Nr. 1).

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Die Knochen des Zeugopodium sind ausgezeichnet durch perichondrale Ossifikation, was für das Femur auch anzunehmen ist. Ebenso findet sich perichondrale Ossifikation an den Metatarsalia I—IV. Es ist wie am vordern Autopodium auffallend, daß die Verknöcherung an den unbekrallten Strahlen der Autopodien zurückbleibt.

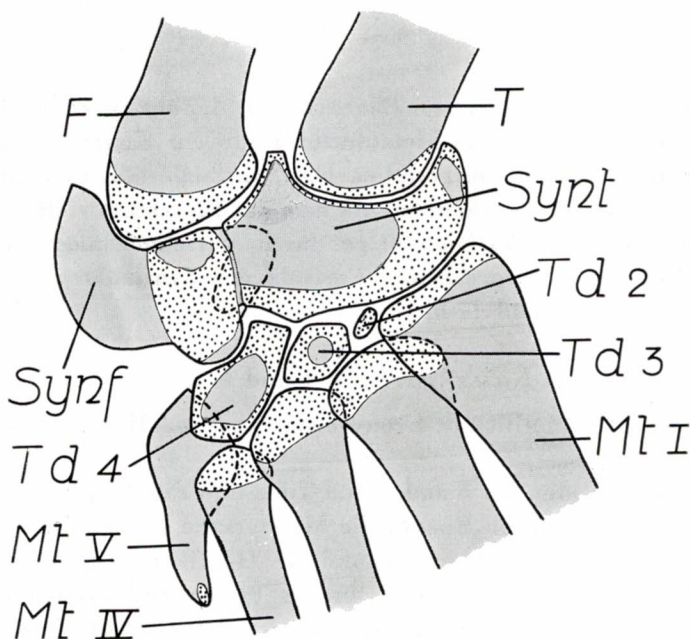


Abb. 17 b. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 3. Tarsus. Ossifikation grau, Knorpel punktiert. (Vergr. ca. 8-fach.) T = Tibia; F = Fibula; Synt = Syntibiale; Synf = Syntibulare; Td 2 = Tarsale distale 2; Td 3 = Tarsale distale 3; Td 4 = Tarsale distale 4; Mt I—V = Metatarsale I—V.

Der ganze Tarsus ist knorpelig. Das Intermedium ist mit dem Material des Tibiale verschmolzen, so daß auf der tibialen Seite des Tarsus ein einheitlicher Komplex vorliegt (Syntibiale), in dem wohl auch das dem Centrale tibiale proximale homologe Material enthalten ist. Die keulenförmige Erweiterung des Metatarsale V ist wohl auf die Verschmelzung dieses Teiles mit dem Tarsale distale 5 zurückzuführen. Die Tarsalia distalia 2, 3 und 4 sind noch selbständig.

### 3. Stadium (Nr. 4).

#### Aufhellungspräparat.

Die perichondrale Ossifikation hat in der Hinterextremität, mit Ausnahme der 4. und 5. Phalanx des 4. Strahles, sämtliche Phalangen ergriffen. Metatarsale V sowie Tarsale distale 2, 3 und 4 sind knorpelig geblieben. Dagegen hat die Ossifikation das Syntibiale und das Syntibulare ergriffen, und zwar scheint es beim Syntibulare fast an der Oberfläche gelegene enchondrale Ossifikation zu sein (Abb. 16 a').



#### 4. Stadium (Nr. 3).

##### Aufhellungspräparat.

Hier zeigt auch die vierte Phalanx der 4. Zehe perichondrale Ossifikation. Dasselbe gilt für das Metatarsale V. Je ein Knochenkern ist in den Tarsalia distalia 3 und 4 aufgetreten. Das Syntibiale läßt hier einen enchondralen Ossifikationsherd erkennen, bei dem ein Einschnitt vielleicht andeutet, daß er aus zwei Ossifikationszentren durch Verschmelzung entstanden ist. Der dem Pisiforme entsprechende Fortsatz des Synfibulare ist bereits verknöchert (Abb. 16 b' und 17 b).

##### b) *Caiman crocodilus* *Laur.* Nr. 1, 3, 4 und 5.

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Bei den Embryonen Nr. 3 und 4 sind Tibia und Fibula durch perichondrale Ossifikation ausgezeichnet. Ebenso die Metatarsalia I—IV. Bei Embryo Nr. 1 bemerkt man außerdem die perichondrale Ossifikation an der ersten und zweiten Phalanx der ersten Zehe, an der ersten und dritten Phalanx der zweiten Zehe und an der ersten Phalanx der dritten und vierten Zehe. Bei Embryo Nr. 3 tritt die perichondrale Ossifikation auch an der vierten Phalanx der dritten Zehe auf. Der ganze Tarsus ist hier knorpelig und das Stadium entspricht dem Stadium 2 von *Crocodylus porosus* *Schneid.*

##### c) *Melanosuchus niger* *Spix* Nr. 1.

Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun. Horizontalschnitte. Schnittdicke 12  $\mu$ .

Mit Ausnahme der dritten, vierten und fünften Phalanx der vierten Zehe ist an allen Phalangen die perichondrale Ossifikation aufgetreten. Metatarsale V sowie der Tarsus sind noch knorpelig (Abb. 16 c').

##### d) *Caiman latirostris* *Daud.* Nr. 1 und 2.

##### Aufhellungspräparat.

Mit Ausnahme der Endphalanx der vierten Zehe sind alle Phalangen ossifiziert. Der Tarsus entspricht bei Nr. 2 dem als Nr. 3 bezeichneten Exemplare von *Crocodylus porosus* *Schneid.* des 4. Stadium, während bei Nr. 1 Tarsale distale 3 noch keine Ossifikation zeigt (Abb. 16 d' und e').

##### e) *Gavialis gangeticus* *Gmelin* Nr. 1.

##### Aufhellungspräparat.

Wie Stadium 4 von *Crocodylus porosus* *Schneid.* (Abb. 16 f').

f) *Alligator mississippiensis* D a u d. Nr. 3.

Aufhellungspräparat.

Verhält sich gleich wie *Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2 (Abb. 16 g').

#### *Zusammenfassung.*

Die von Holmgren (1933) an *Crocodylus porosus* Schneid. und Steiner an »Caimanen« festgestellten Anlagen von Centrale fibulare proximale, Centrale fibulare distale und Centrale tibiale distale, sowie von Tarsale distale 1 konnten am vorliegenden Material nicht beobachtet werden. Zuerst verschmelzen die Elemente des tibialen Komplexes zum Syntibiale und die des Fibulare und Pisiforme zum Synfibulare. Später kommt die Verschmelzung des Tarsale distale 5 mit dem Metatarsale V zustande, während das dem Tarsale distale 1 entsprechende Material vielleicht ab origine im Metatarsale I enthalten ist. Dafür spricht auch die Tatsache, daß es ebenso, wie das Metatarsale V proximad vorragt. Centrale tibiale proximale und Tibiale werden im Zusammenhang angelegt. Ebenso Fibulare und Pisiforme. Die Ossifikation des Tarsus beginnt bei *Crocodylus porosus* Schneid. in Syntibiale und Synfibulare. Unter dem mir zur Verfügung stehenden Material an Jungtieren sind durchwegs die Tarsalia distalia 2, 3 und 4 selbständig geblieben.

## IV. Zur Ossifikation des Extremitätenskelettes

Aus dem Vergleich der erwähnten Embryonen und Jungtiere, sowie weiterem Material größerer Tiere konnte ich folgende wichtigste Stufen der beginnenden Ossifikation feststellen:

1. Stufe: Humerus und Femur.
2. Stufe: Radius und Ulna, Tibia und Fibula.
3. Stufe: Metacarpalia I—V (zuletzt Metacarpale IV und V).  
Metatarsalia I—IV.
4. Stufe: Phalangen der Hand, mit Ausnahme der Endphalanx vom vierten und fünften Finger, Synradiale und Ulnare. Phalangen des Fußes, mit Ausnahme der vierten und fünften Phalanx der vierten Zehe, Syntibiale und Syntibulare.
5. Stufe: Pisiforme, Metatarsale V, Tarsalia distalia 3 und 4, sowie die vierte Phalanx der vierten Zehe.
6. Stufe: Ossifikationszentrum im Verschmelzungsprodukt der Carpalia distalia 3, 4 und 5.

Es ergibt sich also, daß an dem von mir untersuchten Material knorpelig bleiben:

1. Am vordern Autopodium: Syncentrale, Carpale distale 2, vierte Phalanx des vierten Fingers und dritte Phalanx des fünften Fingers.
2. Am hintern Autopodium: Tarsale distale 2 und die fünfte Phalanx der vierten Zehe.

Um die Frage zu prüfen, ob im Vergleich zu dem in Schnittserien und Aufhellungspräparaten verarbeiteten Material bei wesentlich ältern Tieren die Ossifikation weiter gediehen sei, wurde an einem Exemplar von *Crocodylus americanus* L a u r. mit 122 cm totaler Körperlänge eine Röntgenaufnahme der Hand und des Fußes hergestellt. Figur 42 und 43 (Tafel 13) zeigen, daß die Ossifikation auch hier auf der oben als sechste Stufe beschriebenen Etappe stehengeblieben ist.

Die unterschiedenen Ossifikationsstufen sind in Abbildung 18 a und b schematisch dargestellt worden.

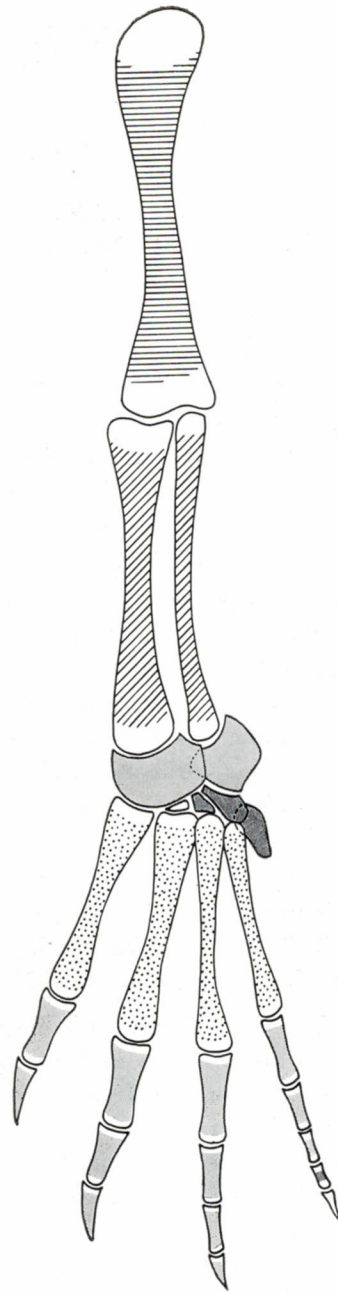
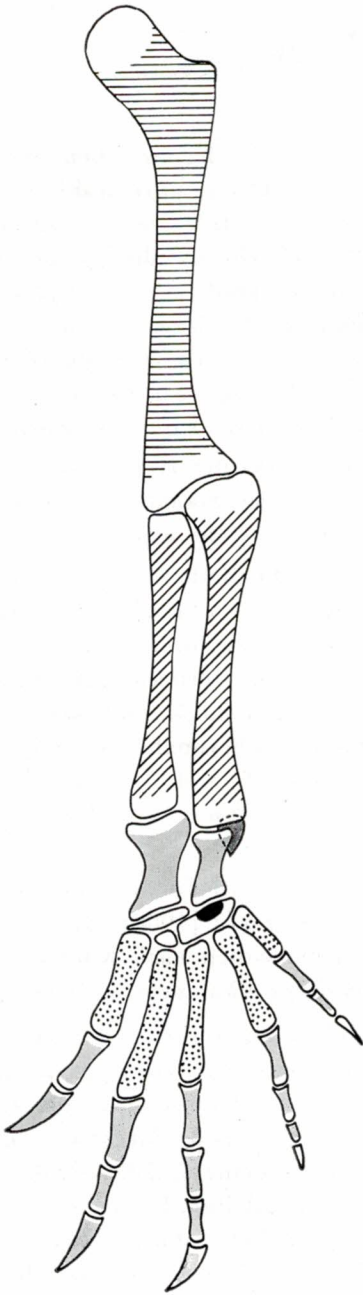


Abb. 18 a. Sukzession der Ossifikation an der Vorderextremität.

Abb. 18 b. Sukzession der Ossifikation an der Hinterextremität.

1. Stufe: Horizontale Schraffierung; 2. Stufe: Schräge Schraffierung; 3. Stufe: Punktierung; 4. Stufe: Hellgrau; 5. Stufe: Dunkelgrau; 6. Stufe: Schwarz. — Knorpelige Teile weiß.



## V. Hyperphalangie

Die Hyperphalangie ist in weitem Umfang ein Kennzeichen der Einpassung ins Wasserleben. Ihre funktionelle Bedeutung liegt wohl meistens vor allem darin, daß, wie N a u c k (1938) betont, durch sie eine Erhöhung der Elastizität und eine Vergrößerung der Ruderfläche für die Fortbewegung im Wasser erreicht wird. Die höchsten Ausbildungsgrade der Hyperphalangie finden sich bei den *Ichthyosauria* und *Plesiosauria*. Sie ist auch sehr deutlich bei den *Mososauria* und *Cetacea*. »Überzählige« Phalangen sind außerdem bei Sirenen (B r a n d t 1849, K ü k e n t h a l 1891, L e b o u c q 1899), bei Chamaeleon (S j ö g r e n 1941) und Fledermäusen (L e b o u c q 1899) vorhanden.

Wie A b e l (1912) gezeigt hat, handelt es sich bei der Hyperphalangie um einen der verschiedenen Wege, durch welche in der Stammesgeschichte der Wirbeltiere eine Verlängerung des Autopodiums erreicht wurde.

Zum erstenmal ist bei K ü k e n t h a l (1893) die Rede von einer embryonalen Hyperphalangie der Crocodiliden. Nach K ü k e n t h a l findet sich bei adulten Exemplaren der Crocodiliden vorn die Phalangenformel 2, 3, 4, 4, 3. Bei *Crocodylus porosus* S c h n e i d. fand er an der vordern Extremität im Embryonalzustande am vierten Finger vorübergehend 7 und am fünften Finger 5 Phalangen. Es würde sich also um eine embryonale Hyperphalangie handeln mit der vorübergehenden Phalangenformel 2, 3, 4, 7, 5 (6?). Temporäre Hyperphalangie für *Crocodylus* ist auch von L e b o u c q (1899) bestätigt worden.

Die Phalangenformel der hintern Extremität wird für Crocodiliden im allgemeinen mit 2, 3, 4, 4, 0 angegeben (S e w e r t z o f f [1908] nach N a u c k [1938] 2, 3, 4, 5, 0). An der hintern Extremität sollen nach K ü k e n t h a l vorübergehend am vierten Strahl zwei überzählige Phalangen auftreten.

W e b e r (1886) und R y d e r (1885) gelangten auf Grund von Untersuchungen an Cetaceen und Sirenen zur Auffassung, daß die Hyperphalangie hier durch sekundäre Teilung eines an die letzte Phalanx sich ansetzenden Knorpelstrahles zustandekommt, während H o w e s (1888) durch seine Untersuchungen an anuren Amphibien zur Auffassung gelangte, daß sich die überzähligen Phalangen aus interkalaren Syndesmosen ableiten. L e b o u c q (1887) glaubt, daß die Hyperphalangie einem ursprünglich adulten Zustand der Ahnen entspreche. K ü k e n t h a l (1891) hat für Cetaceen festgestellt, daß hier die Hyperphalangie durch Selbständigwerden der Epiphysenknorpel entsteht.

Nach K ü k e n t h a l (1896) verschmelzen die überzähligen Phalangen des vierten Fingers bei den Crocodiliden zu einem Knorpelstabe, den er noch bei

einem juvenilen Tiere von *Crocodylus porosus* *Schneid.* und bei einem juvenilen *Alligator* vorfand. Ein analoger Verschmelzungsprozeß soll auch die überzähligen Phalangen des fünften Fingers ergreifen. *Nauck* hat 1938 erneut auf das Problem aufmerksam gemacht, wie die überzähligen Phalangen der Crocodiliden zustandekommen.

Die folgende Tabelle zeigt einige an meinem Untersuchungsmaterial festgestellte Phalangenzahlen und zum Vergleich das entsprechende Verhalten bei fossilen Crocodiliden.

Tabelle 2

Objekte	Phalangen- formel vorn	Phalangen- formel hinten
I. Rezente Crocodiliden		
A. Ossifizierte Phalangen der Alttiere	2, 3, 4, 4, 3	2, 3, 4, 5*, 0
B. Embryonen und Jungtiere		
a) Eigene Untersuchungen		
<i>Crocodylus porosus</i> <i>Schneid.</i> Nr. 1	2, 3, 4, 4, 3	2, 3, 4, 5, 0
<i>Crocodylus porosus</i> <i>Schneid.</i> Nr. 4	2, 3, 4, 5, 3	2, 3, 4, 6, 0
<i>Caiman crocodilus</i> <i>Laur.</i> Nr. 3	2, 3, 4, 5, 3	2, 3, 4, 5, 0
<i>Caiman crocodilus</i> <i>Laur.</i> Nr. 5	2, 3, 4, 5, 4	2, 3, 4, 5, 0
<i>Caiman crocodilus</i> <i>Laur.</i> Nr. 6	2, 3, 4, 4, 3	2, 3, 4, 5, 0
<i>Melanosuchus niger</i> <i>Spix</i> Nr. 1	2, 3, 4, 4, 2	2, 3, 4, 5, 0
<i>Gavialis gangeticus</i> <i>Gmelin.</i> Nr. 1	2, 3, 4, 5, 4	2, 3, 4, 5, 0
b) Nach <i>Kükenthal</i> (1893)		
<i>Crocodylus porosus</i> <i>Schneid.</i>	2, 3, 4, 7, 5(6?)	2, 3, 4, 6, 0
II. Fossile Formen		
Ossifizierte Phalangen		
<i>Crocodylus robustus</i> <i>Jordan</i> **	2, 3, 3, 4, 4	2, 3, 4, 5, 0
<i>Alligatorellus beaumonti</i> <i>Jordan</i> **	2, 3, 4, 4, 4	2, 3, 4, 3, 0
<i>Myriosaurus bollensis</i> <i>Cuv.</i> ***	<u>3, 5, 4, 5, 3</u>	2, 3, 4, 4, 0

\* = Endphalanx wohl zeitlebens knorpelig.

\*\* = Nach *Lortet* 1892.

\*\*\* = Nach dem im Naturhistorischen Museum Winterthur befindlichen Exemplar.

Die Phalangenformel der Archosauria (zu welcher Großgruppe die *Crocodylia*, *Parasuchia*, *Dinosauria* und *Pterosauria* gehören), beträgt im allgemeinen 2, 3, 4, 5, 3 vorn und 2, 3, 4, 5, 4 hinten. Infolgedessen darf angenommen werden, daß, soweit am vierten Strahle der Vorderextremität nicht mehr als 5 und am fünften Strahle nicht mehr als 3 Phalangen vorkommen, an der Hinterextremität aber am vierten Strahle nicht mehr als 5 Phalangen, stammesgeschichtlich in bezug auf die genannten Strahlen keineswegs von einer sekundären Neubildung von Phalangen und damit von einer »echten« Hyperphalangie im phylogenetischen Sinne gesprochen werden darf.

Tabelle 2 zeigt, daß bei fossilen Crocodiliden gewisse Phalangenformeln vorkommen, welche diese Auffassung bestätigen. Die betreffenden Phalangenzahlen sind in der Tabelle unterstrichen (*Crocodileimus*, *Mystriosaurus*).

Trotzdem zeigen an meinem Material der fünfte Finger und die vierte Zehe eine noch größere Anzahl von Phalangen. Am fünften Finger von *Caiman crocodilus* *Laur.* Nr. 5 und *Gavialis gangeticus* *Gmelin* Nr. 1 treten 4 Phalangen auf (Tafel 14 Fig. 44) und an der vierten Zehe von *Crocodylus porosus* *Schneid.* Nr. 4 sechs Phalangen. Aus meinen Untersuchungen, sowie aus den Angaben *Kükenthals* (1893) geht also hervor, daß eine echte, embryonale Hyperphalangie am fünften Finger, sowie an der vierten Zehe nachzuweisen ist, wobei allerdings die Zahl der überzähligen Phalangen gegenüber der allgemeinen Formel der *Archosauria* nirgends über zwei hinausgeht. Außerdem kann, wenn *Kükenthals* Feststellung von 7 embryonalen Phalangen bei *Crocodylus porosus* *Schneid.* am vierten Finger zurecht besteht, auch an diesem Strahl noch eine embryonale Hyperphalangie auftreten.

Die von *Weber* und *Ryder* angegebene Entstehungsweise der Hyperphalangie bei gewissen Säugern kann für die Ontogenese der *Crocodilia* nicht in Betracht kommen. Es handelt sich hier, wie schon *Kükenthal* feststellte und von mir bestätigt wird, um separate Knorpelzentren. Die sekundäre Rückbildung der Phalangenzahl ist zum Teil auf Verschmelzungsvorgänge der Phalangen zurückzuführen.



## VI. Proportionen

Böcker hat in verschiedenen Arbeiten (1927, 1929, 1935) gezeigt, daß die anatomische Konstruktion der Extremitäten und damit der ihr entsprechende Typus der Lokomotion besonders deutlich in den Proportionen der betreffenden Skelettabschnitte sichtbar wird. Es ist deshalb im folgenden versucht worden, die Längen der drei Hauptabschnitte von vorderer und hinterer Extremität für verschiedene Arten der rezenten Crocodyliden in bildlichen Indices darzustellen.

Abbildung 19 zeigt in bildlichen Indices die Dimensionen von Stylopodium, Zeugopodium und Acrometapodium (Autopodium ohne Carpus bzw. Tarsus) für drei Altersstufen von *Crocodylus porosus* Sch ne i d. Da an den meisten Objekten Carpus- und Tarsuslänge nicht genau feststellbar sind, wurden, um sicher vergleichbare Zahlen zu erhalten, diese Dimensionen weggelassen. Als Grundmaß wurde die Länge des hintern Stylopodium (Femur) benützt. Die Rumpflängen der verglichenen Objekte betragen 36,5 mm, 62 mm und ca. 70 cm. Man erkennt, daß namentlich vorderes und hinteres Acrometapodium und in geringerem Maße vorderes und hinteres Zeugopodium relativ zur Femurlänge abnehmen. Auch der Humerus wird relativ zum Femur etwas kürzer.

Abbildung 20 zeigt die entsprechenden Proportionen für vier mittelgroße Tiere von *Melanosuchus niger* S p i x (Femurlängen 13,2, 25,6, 16,1 und 14,3 cm). Das vordere Zeugopodium ist ungefähr halb so lang wie das Femur.

Abbildung 21 zeigt die entsprechenden Proportionen für vier Individuen von *Crocodylus vulgaris* C u v. (Femurlängen 22,1, 13,6, 30 und 6,8 cm). Der Längenunterschied zwischen Femur und Humerus erscheint geringer als bei *Melanosuchus niger* S p i x. Der Humerus ist nur ca. 10 % kürzer als das hintere Stylopodium (gegenüber ca. 20 % bei *Melanosuchus niger* S p i x). Bedeutende Unterschiede zeigen sich hier in der relativen Länge des hintern Acrometapodium.

Sehr ähnlich wie bei *Melanosuchus niger* S p i x. sind die Proportionen der erwähnten Extremitätenabschnitte bei vier Individuen von *Caiman crocodilus* L a u r. (Femurlängen 14,3, 14, 14,4 und 15 cm, Abb. 22).

Abbildung 23 zeigt einen bildlichen Index für ein Exemplar von *Tomistoma schlegeli* S. M ü l l e r (Femurlänge 25 cm). Die Proportionen entsprechen ungefähr denjenigen von *Crocodylus vulgaris* C u v. von Abb. 21 b.

Abbildung 24 gibt zwei bildliche Indices für *Alligator mississippiensis* D a u d. (Femurlängen 8,8 und 3 cm). Da trotz der Rumpflänge von 27 cm bei Abb. 24 a das vordere Acrometapodium noch so auffallend lang ist, darf angenommen werden, daß es wahrscheinlich bei *Alligator* überhaupt länger bleibt als bei den übrigen in dieser Hinsicht untersuchten Arten.



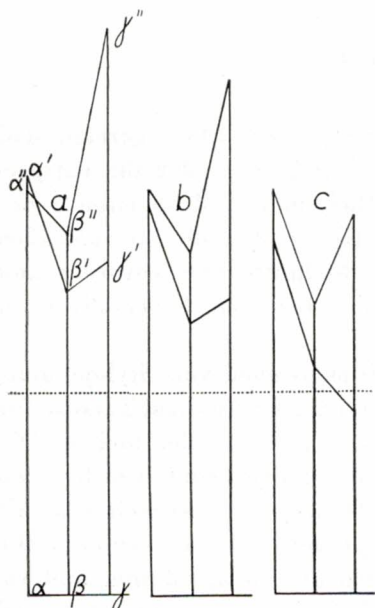


Abb. 19. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für drei Altersstufen von *Crocodylus porosus* Schneid. (a = Nr. 4, b = Nr. 3, c = Nr. 5, s. pg. 6.) Hinteres Stylopodium = 100.  $\alpha - \alpha'$  = Humerus;  $\alpha - \alpha''$  = Femur;  $\beta - \beta'$  = vorderes,  $\beta - \beta''$  = hinteres Zeugopodium;  $\gamma - \gamma'$  = vorderes,  $\gamma - \gamma''$  = hinteres Acrometapodium.

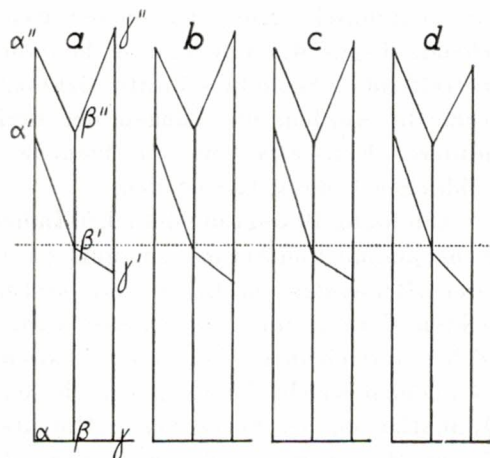


Abb. 20. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für vier Exemplare von *Melanosuchus niger* Spix der Zoologischen Staatssammlung München.

a = Nr. 130/1911; b = Nr. 94/1911; c = Nr. 79/1911; d = Nr. 63/1911. Hinteres Stylopodium = 100. Bezeichnungen wie in Abb. 19.

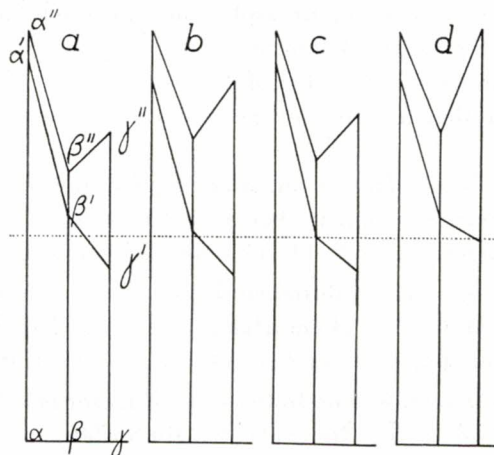


Abb. 21. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für vier Exemplare von *Crocodylus vulgaris* Cu v. der Zoologischen Staatssammlung München. a = Nr. 220/1911; b = Nr. 242/1913; c = Nr. 39/1914; d = Nr. 49/1919. Hinteres Stylopodium = 100. Bezeichnungen wie in Abb. 19.

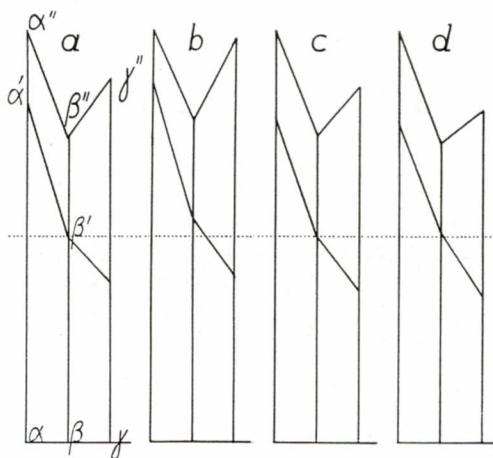


Abb. 22. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für vier Exemplare von *Caiman crocodilus* Laur. der Zoologischen Staatssammlung München. a = Nr. 101/1911; b = Nr. 103/1911; c = Nr. 129/1911; d = Nr. 104/1911. Hinteres Stylopodium = 100. Bezeichnungen wie in Abb. 19.

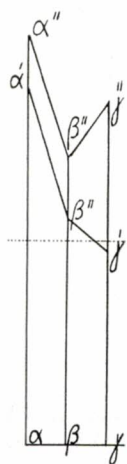


Abb. 23. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für ein Exemplar von *Tomistoma schlegeli* S. Müller des Zoologischen Museums der Universität Zürich.

Nr. 1. Hinteres Stylopodium = 100.  
Bezeichnungen wie in Abb. 19.

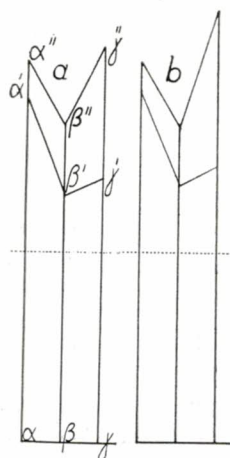


Abb. 24. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für zwei Exemplare von *Alligator mississippiensis* Daud. (a = Nr. 4, b = Nr. 3, s. pg. 6.) Hinteres Stylopodium = 100. Bezeichnungen wie in Abb. 19.

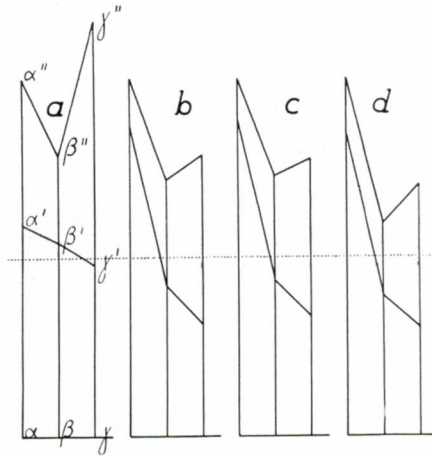


Abb. 25. Bildliche Indices der Extremitätenproportionen für vier Exemplare der *Gavialis gangeticus* Gmelin. a = juveniles Exemplar (Nr. 1) der Sammlung des Zool. Institutes der Universität Freiburg (siehe pg. 6); b, c, und d aus der Zool. Sammlung der Universität Tübingen (Prof. Dr. W. H a r m s), bezeichnet als Nr. 40, Nr. 54 und Nr. 55. Hinteres Stylopodium = 100. Bezeichnungen wie in Abb. 19.

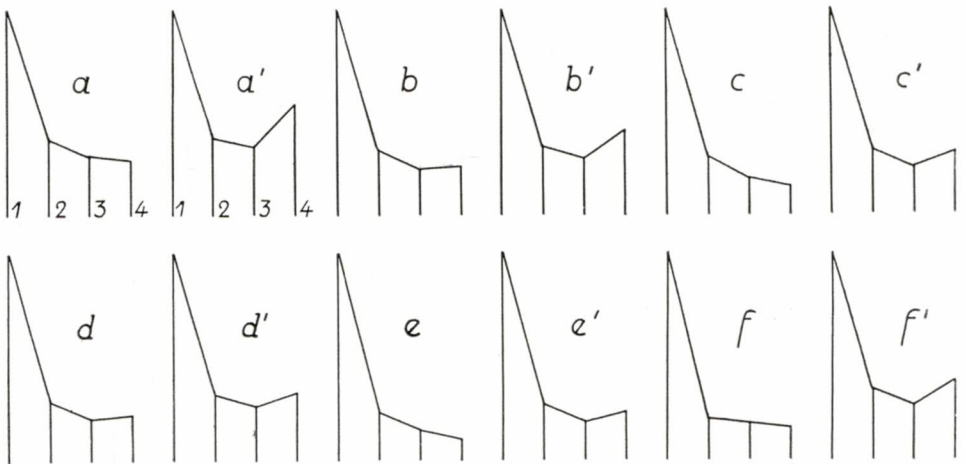


Abb. 26. Bildliche Indices der Längen von Stylopodien, Zeugopodien und Acrometapodien (Grundmaß: Rumpflänge). 1 = Rumpflänge; 2 = Länge des Stylopodium; 3 = Länge des Zeugopodium; 4 = Länge des Acrometapodium.

a a'. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4.

b b'. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 3.

c c'. *Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 5.

d d'. *Alligator mississippiensis* Daud. Nr. 5.

e e'. *Tomistoma schlegeli* S. Müller Nr. 1.

f f'. *Gavialis gangeticus* Gmelin Nr. 1.

a—f vordere Extremität; a'—f' hintere Extremität (s. Tab. pg. 6).

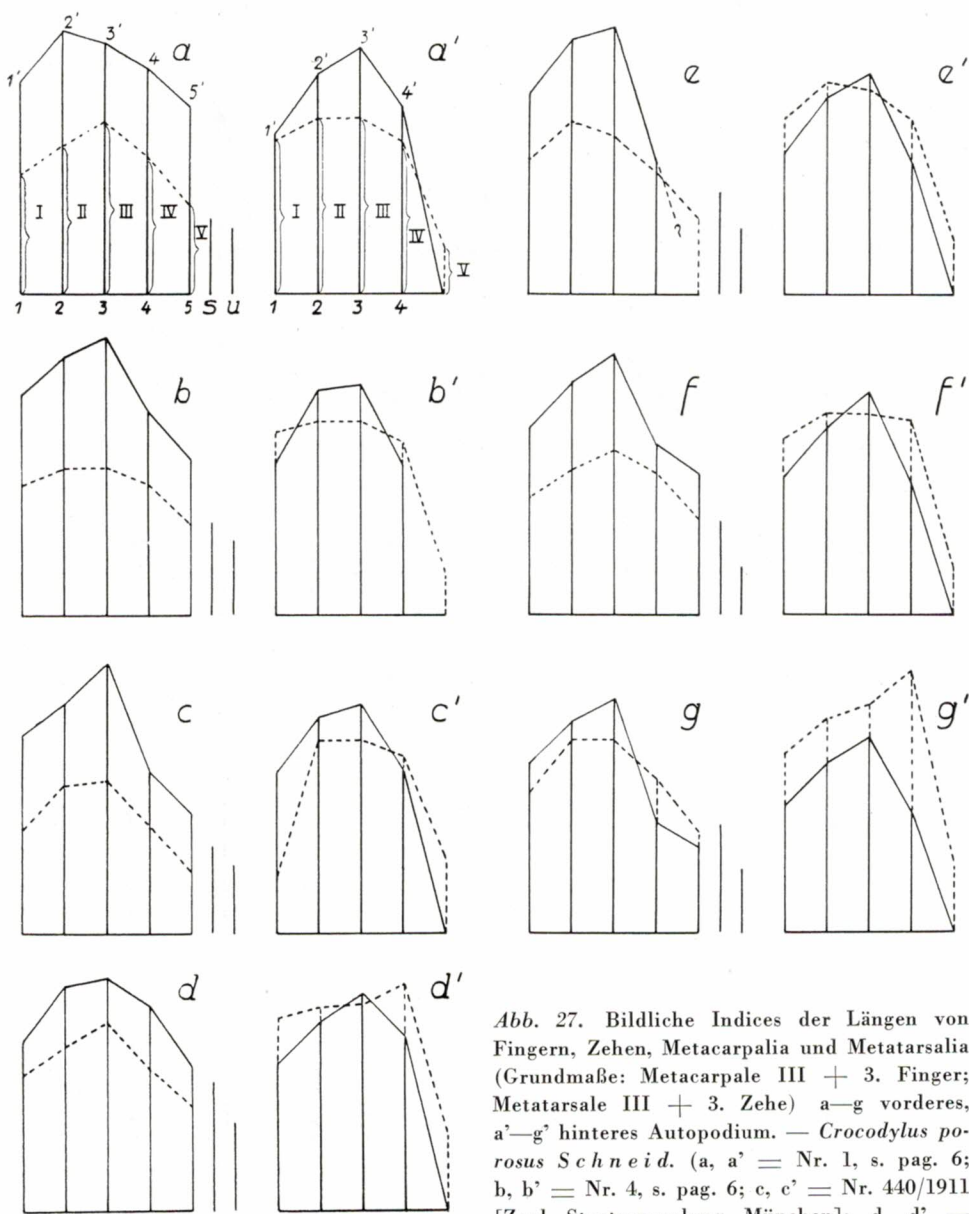


Abb. 27. Bildliche Indices der Längen von Fingern, Zehen, Metacarpalia und Metatarsalia (Grundmaße: Metacarpale III + 3. Finger; Metatarsale III + 3. Zehe) a—g vorderes, a'—g' hinteres Autopodium. — *Crocodylus porosus* Schneid. (a, a' = Nr. 1, s. pag. 6; b, b' = Nr. 4, s. pag. 6; c, c' = Nr. 440/1911 [Zool. Staatssammlung München]; d, d' =

Nr. 5, s. pg. 6); *Melanosuchus niger* Spix (e, e' = Nr. 94/1911 [Zool. Staatssamm. München]); *Gavialis gangeticus* Gmelin (f, f' = Nr. 1, s. pg. 6; g, g' = Nr. 40 [Zool. Sammlung der Universität Tübingen]); 1—1', 2—2' etc. = Länge des ersten Fingers (bzw. der ersten Zehe), des zweiten Fingers (bzw. der zweiten Zehe) etc. — I, II etc. = Länge des Metacarpale I (bzw. des Metatarsale I), des Metacarpale II (bzw. des Metatarsale II) etc.

S = Synradiale, U = Ulnare.



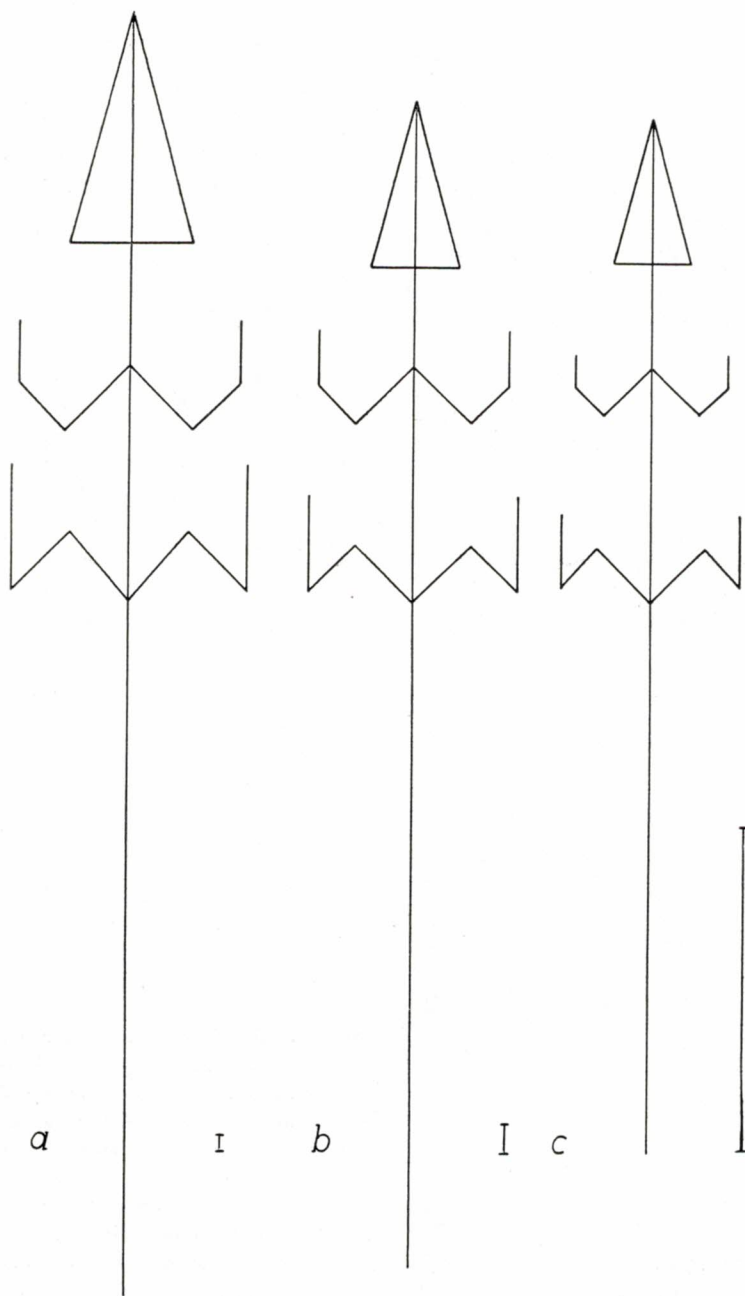


Abb. 28. Bildliche Indices der Längen von Stylopodien, Zeugopodien und Acrometapodien sowie der Längen von Kopf, Hals, Rumpf und Schwanz und der Kopfbreite für *Crocodylus porosus* S c h n e i d. (Rumpflänge = 100. a = Nr. 4; b = Nr. 3; c = Nr. 5, s. pg. 6.)

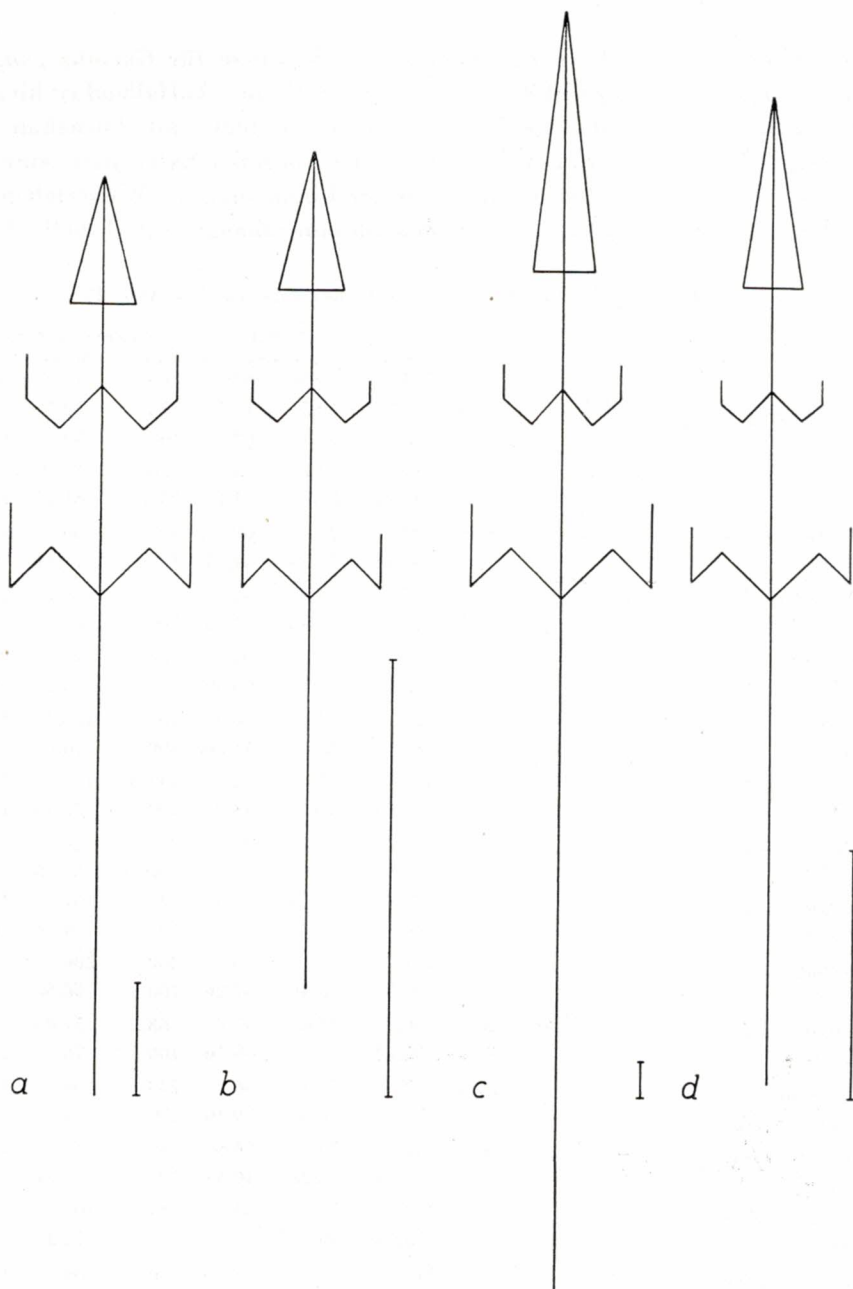


Abb. 29. Bildliche Indices der Längen von Stylopodien, Zeugopodien und Acrometapodien sowie der Längen von Kopf, Hals, Rumpf, Schwanz und der Kopfbreite für *Alligator mississippiensis* D a u d. (a = Nr. 4, s. pg. 6); *Tomistoma schlegeli* S. M ü l l e r (b = Nr. 1, s. pg. 6); *Gavialis gangeticus* G m e l i n (c = Nr. 1, s. pg. 6); *Myriosaurus bollensis* C u v. (d Naturhistorisches Museum der Stadt Winterthur.) (Rumpflänge = 100.)

Abbildung 25 zeigt die entsprechenden Verhältnisse für *Gavialis gangeticus* G m e l i n (Femurlänge 14,9, 16,5, 18,5 und 1,85 cm). Auffallend ist hier die geringe Länge von Acrometapodium und Zeugopodium (mit Ausnahme des ganz jungen Exemplares von Abb. 25 a) in der vorderen Extremität, eine Erscheinung, die, wie wir sehen werden, mit der Einpassung ins Wasserleben, im besonderen mit dem Schlangelschwimmen zusammenhängt (vgl. Tabelle 3).

Tabelle 3: Längenmaße in Prozenten der Femurlänge zu den Abb. 19—25.

		Vordere Extremität			Hintere Extremität		
		Stylo- podium	Zeugo- podium	Acrometa- podium	Stylo- podium	Zeugo- podium	Acrometa- podium
<i>Crocodylus porosus</i> S c h n e i d.	mm	14,5	10,5	11,5	14	12,5	19,7
Nr. 4	%	103,57	75	82,14	100	89,28	140,71
<i>Crocodylus porosus</i> S c h n e i d.	mm	20	13,75	15	20,5	17,25	26
Nr. 3	%	97,56	67,07	73,17	100	84,14	126,82
<i>Crocodylus porosus</i> S c h n e i d.	mm	200	125	100	225	160	210
Nr. 5	%	88,88	55,55	44,44	100	71,11	93,33
<i>Melanosuchus niger</i> S p i x.	mm	102	65,3	54,5	132	106	138,2
94/1911 *	%	77,27	49,46	41,28	100	80,3	104,69
<i>Melanosuchus niger</i> S p i x.	mm	201	123,5	98,8	256	193	244,4
63/1911 *	%	78,51	48,24	38,59	100	75,40	95,58
<i>Melanosuchus niger</i> S p i x.	mm	129	77,35	66,6	161	122,5	165,1
79/1911 *	%	80,12	48	41,36	100	76,07	102,54
<i>Melanosuchus niger</i> S p i x.	mm	112	71,05	62	143,3	113	150,5
130/1911	%	78,15	49,58	43,26	100	78,78	105,02
<i>Crocodylus vulgaris</i> C u v.	mm	205	122,55	91,7	221	146,5	167,5
220/1911 *	%	92,76	55,45	41,49	100	66,28	75,79
<i>Crocodylus vulgaris</i> C u v.	mm	119,7	70,55	55,5	136	101	119,6
242/1913 *	%	88,01	51,87	40,8	100	74,26	87,94
<i>Crocodylus vulgaris</i> C u v.	mm	277	151,4	126,8	300	206	239,9
39/1914 *	%	92,33	50,46	42,26	100	68,66	79,96
<i>Crocodylus vulgaris</i> C u v.	mm	60,3	37,65	33,8	68,2	51,85	68,9
49/1914 *	%	88,67	55,2	49,56	100	70,02	101,02
<i>Caiman crocodilus</i> L a u r.	mm	117,5	72,75	56	143	106	126,4
101/1911 *	%	82,16	50,87	39,16	100	74,12	88,39
<i>Caiman crocodilus</i> L a u r.	mm	122	76	56,6	140	110	138
103/1911 *	%	87,14	54,28	40,43	100	78,57	98,57
<i>Caiman crocodilus</i> L a u r.	mm	114	72	53,3	144	107	124,4
129/1911 *	%	79,16	50	37,01	100	74,3	86,38
<i>Caiman crocodilus</i> L a u r.	mm	117	77,3	54,1	150	109	120,9
104/1911	%	78	51,53	36,06	100	72,66	80,6
<i>Tomistoma schlegeli</i> S. M ü l l e r	mm	250	161	109	290	204	244
Nr. 1	%	86,2	55,51	37,57	100	70,34	84,13
<i>Alligator mississippiensis</i> D a u d.	mm	24	19	21,5	30	24,25	35
Nr. 3	%	80	63,33	71,66	100	80,83	116,66

		Vordere Extremität			Hintere Extremität		
		Stylo- podium	Zeugo- podium	Acrometa- podium	Stylo- podium	Zeugo- podium	Acrometa- podium
<i>Alligator mississippiensis</i> D a u d.	mm	79	57	61	88	73	91
Nr. 4	%	89,77	64,77	69,31	100	82,95	103,4
<i>Gavialis gangeticus</i> G m e l i n	mm	126,5	58,75	45,7	149	103,6	119,7
Nr. 55 **	%	84,89	39,42	30,67	100	69,53	80,33
<i>Gavialis gangeticus</i> G m e l i n	mm	143,5	70,35	52,4	165	119	130
Nr. 40 **	%	86,96	42,63	31,75	100	72,12	78,78
<i>Gavialis gangeticus</i> G m e l i n	mm	165	80,75	62	185	135	143,5
Nr. 54 **	%	89,18	43,64	33,51	100	73	77,56
<i>Gavialis gangeticus</i> G m e l i n	mm	18,5	17	15	31	24,5	36
Nr. 1	%	59,67	54,83	48,38	100	79,03	116,12

\* = Zoologische Staatssammlung München (Prof. Dr. L. Müller-Mainz).

\*\* = Zoologische Sammlung der Universität Tübingen (Prof. Dr. W. Harms).

Abbildung 26 zeigt in bildlichen Indices die Längen von Stylopodium, Zeugopodium und Acrometapodium relativ zur Rumpflänge für die in Abb. 19 berücksichtigten Altersstufen von *Crocodylus porosus* S c h n e i d., sowie für je ein Exemplar von *Alligator mississippiensis* D a u d., *Tomistoma schlegeli* S. M ü l l e r und *Gavialis gangeticus* G m e l i n. Man erkennt, daß bei *Crocodylus porosus* S c h n e i d. das vordere wie das hintere Acrometapodium relativ zur Rumpflänge um ungefähr die Hälfte reduziert werden. Im hintern Zeugopodium beläuft sich die Abnahme auf etwa 30 %, im vorderen auf ca. 40 %. Besonders auffallend ist der Unterschied in der Länge von vorderem und hinterem Zeugopodium, bzw. vorderem und hinterem Acrometapodium bei *Gavialis gangeticus* G m e l i n (Abb. 26 e und e').

Abbildung 27 bezieht sich auf vier Altersstufen von *Crocodylus porosus* S c h n e i d. (Länge der dritten Zehen 3,94, 10,7, 94,9, 103 mm), sowie auf ein Exemplar von *Melanosuchus niger* S p i x (Länge der 3. Zehe 71,5 mm) und zwei Exemplare von *Gavialis gangeticus* G m e l i n (Länge der 3. Zehe 19 und 60,4 mm). Die Darstellung zeigt die Längen der Finger, Zehen, Metacarpalia und Metatarsalia, sowie Synradiale und Ulnare bezogen auf die Länge des 3. Strahles (vorn Metacarpale III + 3. Finger, hinten Metatarsale III + 3. Zehe). Man erkennt, daß fast durchwegs unter den Fingern und Zehen der dritte am längsten ist. Bei *Crocodylus porosus* S c h n e i d. Nr. 1 (Abb. 27 a) ist der zweite Finger am längsten, eine Erscheinung, die ich gelegentlich auch bei *Alligator mississippiensis* D a u d. und *Caiman crocodilus* L a u r. beobachtete. Die Altersstufen von *Crocodylus porosus* S c h n e i d. (Abb. 27 a—d und a'—d') lassen feststellen, daß hier die Metatarsalia gesamthaft mehr in die Länge wachsen als die Zehen. Ebenso ist das relative Längenwachstum der Metacarpalia im ganzen stärker als jenes der Finger. Sehr deutlich ist die





Tabelle 5: Maße und Indices zu den Abbildungen 28 und 29.

		Rumpf- länge	Kopf- länge	Kopf- breite	Hals- länge	Schwanz- länge	Vordere Extremität Länge von			Hintere Extremität Länge von		
							Stylo- podium	Zeugo- podium	Acrometa- podium	Stylo- podium	Zeugo- podium	Acrometa- podium
<i>Crocodylus</i> <i>porosus</i> Schneid. Nr. 4	mm % der Rumpf- länge	36,5	35,8 98,08	18,5 50,68	19 52,05	109 298,63	14 38,35	10,5 28,76	10 27,39	14 38,35	12,5 34,24	19,7 53,97
<i>Crocodylus</i> <i>porosus</i> Schneid. Nr. 3	mm % der Rumpf- länge	62	44,5 71,77	23 37,09	27 43,54	177 285,48	20 32,25	13,75 22,17	15 24,19	20,5 33,06	17,25 27,82	26 41,93
<i>Crocodylus</i> <i>porosus</i> Schneid. Nr. 5	mm % der Rumpf- länge	700	427 61	225 32,14	320 45,71	1650 235,71	200 28,57	125 17,85	100 14,28	225 32,14	160 22,85	210 30
<i>Alligator mis-</i> <i>issippiensis</i> Aud. Nr. 4	mm % der Rumpf- länge	270	165 61,11	85 31,48	110 40,74	650 240,74	79 29,25	57 21,11	61 22,59	88 32,59	73 27,03	91 33,33
<i>Tomistoma</i> <i>chlegeli</i> Müller Nr. 1	mm % der Rumpf- länge	1050	690 65,71	310 29,52	500 47,61	1980 188,57	250 23,8	161 15,33	109 10,38	290 27,61	204 19,42	244 23,23
<i>Avialis</i> <i>angeticus</i> Melin Nr. 1	mm % der Rumpf- länge	90,5	113 124,86	26,5 29,28	52 57,45	301 332,59	18,5 20,44	17 18,78	15 16,57	31 34,25	24,5 27,07	36 39,77
<i>Cystriosauros</i> <i>ollensis</i> u v. **	mm % der Rumpf- länge	600	555 92,5	170 28,33	300 50	1400 233,33	120 20	78 13	72 12	193 32,16	125 20,83	165 27,5

\*\* = Naturhistorisches Museum der Stadt Winterthur (Prof. Dr. G. Geilinger).  
Gemessen von Prof. J. Kälin.

ontogenetische Verlängerung beim letzten Stadium von *Crocodylus porosus* *Schneid.* (Abb. 27 d) für das Synradiale und das Ulnare (vgl. Tabelle 4).

Da an den Extremitäten der rezenten Crocodiliden, abgesehen von den Schwimmhäuten, eine deutliche Anpassung an das Wasserleben nicht festgestellt ist, entstand die Frage, ob eine solche nicht wenigstens in den Proportionen des Skelettes nachweisbar sei. In Abb. 28 sind Stylopodium, Zeugopodium und Acrometapodium des Extremitätenskelettes und einige andere Dimensionen dargestellt. Es handelt sich um drei Altersstufen von *Crocodylus porosus* *Schneid.* Sehr deutlich erkennt man, daß die Extremitäten relativ zum Rumpf schon im Ei und weiterhin im postembryonalen Leben wesentlich kürzer werden, wobei die relative Verkürzung vor allem das Acrometapodium, in geringerem Maße das Zeugopodium und am wenigsten das Stylopodium betrifft.

Abbildung 29 a zeigt dieselben Verhältnisse für einen *Alligator mississippiensis* *Dau d.* von 27 cm Rumpflänge. Da im Vergleich zu dieser die Extremitäten ungefähr gleich lang sind, wie bei einem *Crocodylus porosus* *Schneid.* von ca. 6,4 cm Rumpflänge (Abb. 28 b), ist anzunehmen, daß bei *Alligator* die Extremitäten im Vergleich zur Rumpflänge überhaupt weniger verkürzt werden als bei *Crocodylus*. In der stärkeren Verkürzung der Extremitäten relativ zum Rumpf oder umgekehrt in der zunehmenden Streckung des Rumpfes liegt offenbar ein Zeichen der Einpassung ins Wasserleben vor. Abbildung 29 b zeigt die entsprechenden Verhältnisse für ein Exemplar von *Tomistoma schlegeli* *S. Müller* von 105 cm Rumpflänge. Bei *Gavialis gangeticus* *Gmelin* (Abb. 29 c) fällt auf, wie sehr schon bei einem juvenilen Exemplar von 9 cm Rumpflänge die Vorderbeine im Vergleich zu den Hinterbeinen verkürzt erscheinen. Zweifellos handelt es sich hier um ein Zeichen fortgeschrittener Anpassung ans Wasserleben, welche damit zusammenhängt, daß beim Schwimmen die Vorderbeine praktisch funktionslos sind. Eine durchaus parallele Einpassung findet man bei *Mystrisaurus bollensis* *Cuv.* unter den *Teleosauridae* (Abb. 29 d; vgl. Tabelle 5).



## VII. Zur biologischen Anatomie der Fortbewegung

Die Arbeiten v a n H o e p e n s (1915), v o n H u e n e s (1925, 1933) und anderer über die triassische Reptilordnung der *Pseudosuchia* haben uns gezeigt, daß wir es hier mit einer ungewöhnlich plastischen Gruppe zu tun haben, an welche morphologisch und höchst wahrscheinlich auch phylogenetisch verschiedene andere Sauropsiden-Ordnungen anknüpfen. Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhang jene Pseudosuchier, an welche die *Crocodilia* anschließen: die *Sphenosuchus*-Gruppe. Den Übergang mit starker Anhäufung crocodiloider Merkmale bieten die Genera *Notochamps*a und *Erythrochamps*a. Was aber berechtigt, diese Gattungen bereits den echten *Crocodilia*, den *Eusuchia* im Sinne von L y d d e k e r (1887) einzugliedern, ist unter anderem die eigentümliche Verlängerung der beiden proximalen Carpalia, von denen das eine, wie S t e i n e r (1934) gezeigt hat, ein Verschmelzungsprodukt von Radiale, Centrale radiale proximale und Intermedium ist, das andere aber ein Ulnare darstellt. Dieses eigentümliche Baumerkmal ist für die *Crocodilia* gruppentypisch und veranlaßte schon v o n H u e n e (1913) anzunehmen, daß die genannten Elemente beim Übergang von bipeden Sphenosuchiern zu quadrupeden *Crocodilia* eine sekundäre Verlängerung erfahren haben. Die Bipédie der Sphenosuchier ergibt sich vor allem aus der Schwäche und Kürze der vorderen Extremitäten bei typischen Sphenosuchiern wie *Sphenosuchus* und *Pedeticosaurus*.

Verschiedene Umstände berechtigen zur Annahme, daß die Bipédie der »Procrocodilia« wahrscheinlich eine arboricole Sprungbipédie gewesen ist. Dafür sprechen:

1. Die Proportionen im hintern Autopodium. Die ungefähr gleichartige Ausbildung der gut entwickelten Metatarsalia I—IV unter gleichzeitiger Rückbildung der Metatarsale V, sowie die parallele Lagerung der genannten Elemente bei *Notochamps*a *istedana* B r o o m und *Erythrochamps*a *longipes* (B r o o m) entspricht durchaus den bei *Scleromochlus taylori* W o o d gefundenen Verhältnissen. *Scleromochlus* aber ist ein Pseudosuchier, dessen arboricole Bipédie kaum zu bezweifeln ist (v o n H u e n e 1914). Analoge Verhältnisse finden sich auch bei den *Pterosauria* und bei den *Cheiroptera*, wo die hintern Extremitäten wenigstens teilweise zum Klettern benützt werden. Wie B ö k e r (1929) gezeigt hat, läßt sich für den Erwerb des bipeden Hüpfens im Gezweig bei Sauropsiden eine Formenreihe aufstellen, wobei die erste und zweite Zehe verlängert, die fünfte aber rückgebildet wird. Das zeigt die folgende Abbildung 30 für die arboricole Agamide *Otocryptis* sowie für *Archaeornis*. Allerdings ist bei *Archaeornis* durch die Abdrehung der ersten Zehe nach hinten gleichzeitig ein Klammerfuß ausgebildet worden. Bei den Croco-



*Otocryptis*  
*bivittata*  
Wiegman.

*Archaeornis*  
*siemensii*  
Dames

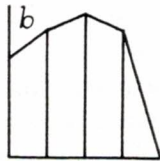
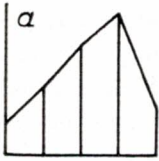


Abb. 30. Bildliche Indices der Zehenproportionen von *Otocryptis bivittata* Wiegman. und *Archaeornis siemensii* Dames nach Böker (1927).

diliden zeigen die Zehen Proportionen, welche weitgehend jenen von *Archaeornis* entsprechen (Abb. 30 und Tabelle 6).

2. Für arboricole Lebensweise der »Procrocodilia« innerhalb der *Sphenosuchia* spricht ferner die auffallende Länge und Schlankheit des Coracoids bei *Notochampsia* und *Erythrochampsia*, wodurch wiederum eine Übereinstimmung mit *Scleromochlus taylori* Wood., den *Pterosauria* und den Vögeln vorliegt.

3. In der gleichen Richtung verweisen die Proportionen im Handskelett. Wie schon Nopsca (1923) hervorhob, ist bei primär arboricolen Wirbeltieren meistens der zweite Finger der längste. Das wird bestätigt durch die Vögel und die primitiven Theropoden, deren Abstammung von arboricolen Ahnen kaum zu bezweifeln ist (Abel 1912, von Huene 1914). Bei primitiven Theropoden ist außerdem der erste Finger der stärkste und nur der erste, zweite und dritte Finger sind mit Krallen ausgestattet. Bei den gegenüber den *Crocodylinae* als ursprünglicher zu bewertenden *Alligatorinen* aber findet man wiederum gelegentlich, daß nicht, wie meistens bei rezenten Crocodyliden, der dritte, sondern der zweite Finger der längste ist. (Wir haben das, wie schon erwähnt, sowohl bei *Alligator mississippiensis* Daud. als auch bei *Caiman crocodilus* Laur. und außerdem bei einem Embryo von *Crocodylus porosus* Schneid. beobachtet. Abb. 27 a.) Durchweg sind bei rezenten Crocodyliden die Finger 1 bis 3 bekrallt, und der erste Finger ist der stärkste. Die Übereinstimmung mit primitiven Theropoden und damit der Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit gleichartiger, d. h. arboricoler Lebensweise der Stammformen beider Gruppen ist also unverkennbar.

Endlich darf nicht vergessen werden, daß bei arboricoler Lebensweise die anpassungsmäßige Bedeutung der Umkonstruktion zur Bipedie und die parallele Orientierung der Längsachsen in den hintern Autopodien besonders verständlich wäre.

Bei den transitorischen Formzuständen, wie sie uns in den verschiedenen Gestalten der embryonalen Epidermisschwielen bei den Crocodyliden begegnet sind, ist zunächst die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß es sich hier um Bildungen handelt, denen keine besondere funktionelle Bedeutung

zukommt. Nun ist aber von O. K u h n 1938 ein Crocodilide beschrieben worden, der in diesem Zusammenhang besonderes Interesse verdient. Es handelt sich um *Weigeltisuchus geiseltalensis* K u h n, bei dem Endphalangen vorkommen, welche jene Form zeigen, die wir für die Epidermisschwielen von *Crocodylus* beschrieben haben: die Hufform. Damit ist aber die M ö g l i c h k e i t nicht von der Hand zu weisen, daß auch jene Gestalten der Epidermisschwiele, wie sie uns bei *Caiman crocodilus* L a u r. oder bei *Melanosuchus niger* S p i x begegnet sind, funktionelle Bedeutung hatten. Diese Möglichkeit wird um so einleuchtender, wenn wir uns vor Augen halten, daß gerade bei der als w a h r s c h e i n l i c h anzunehmenden arboricolen Bipedie der »Procrocodilia« die funktionelle Bedeutung eines solchen Organes im Sinne einer Kletterschwiele ohne weiteres verständlich wäre.

Um die Bewegungen rezenter Crocodiliden in ihren wesentlichen Zügen sicher zu analysieren, wurde im Zoologischen Garten Zürich ein Film aufgenommen, der dank der gewonnenen Zeitlupenaufnahmen das hier Wesentliche mit Sicherheit erkennen läßt. Es handelt sich um einen *Alligator mississippiensis* D a u d. von ca. 1,20 m Länge.

Bei terrestrischer Fortbewegung weichen die Crocodiliden nicht wenig vom typischen Schreitkriechen lacertoider Reptilien ab. Im Gegensatz zu dieser für Sauropsiden wohl sehr ursprünglichen Lokomotionsweise wird bei rascher Fortbewegung der Crocodiliden der Rumpf auf dem festen Boden relativ viel höher getragen, weil das Stylopodium im Ablauf der Bewegungsphase Orientierungen zeigt, welche gesamthaft der vertikalen Stellung viel näher kommen als der horizontalen. Hierin und in der Tatsache, daß die Längsachsen der Autopodien parallel zur Längsachse des Körpers eingestellt bleiben, liegt eine Annäherung an das Schreiten der Säugetiere vor. Das vordere Autopodium ist digitigrad, das hintere plantigrad oder semiplantigrad. Und wie bei plantigraden Säugern findet beim Abheben des hintern Autopodium ein Übergang von der plantigraden oder semiplantigraden in die digitigrade Stellung, ja darüber hinaus in die unguligrade Position statt (Tafel 14 Fig. 45). Auch das vordere Autopodium zeigt unmittelbar vor dem Abheben die unguligrade Position. Im Gegensatz zu den Ausführungen v o n H u e n e s (1913) zeigt sich in aller Deutlichkeit die Korrelation der Bewegungen von vorderer und hinterer Extremität (Tafel 14 Fig. 46). Sie werden kreuzweise alternierend vorgesetzt. Durchaus dem lacertoiden Typus des Schreitkriechens entspricht dagegen die Tatsache, daß vorderes und hinteres Autopodium in einem laterad konvexen Bogen vorgesetzt werden und der Rumpf abwechselungsweise etwas nach rechts oder links ausgebogen wird (Tafel 14 Fig. 47). Stets aber bildet der proximale Teil des Carpus beim Aufstützen des Vorderbeines eine funktionelle Einheit mit dem Unterarm, so daß seine Bedeutung als Verlängerung des Zeugopodiums in die Augen springt. Es handelt sich

hier um einen Lokomotionstypus, den ich, um seine Annäherung an das Schreiten der Säuger anzudeuten, als Kriechschreiten bezeichnen möchte.

Die sekundäre Einpassung von Tetrapoden ins Wasserleben kommt in Formenreihen zum Ausdruck, welche zum Teil von A b e l (1912) und B ö k e r (1935) zusammengestellt wurden. Dabei läßt sich die Ausbildung verschiedener Lokomotionstypen unterscheiden, die wiederum in entsprechenden anatomischen Konstruktionen gestalthaften Ausdruck finden. Sie betreffen namentlich die Extremitäten und den Schwanz. Es lassen sich deutlich zwei Haupttypen der Lokomotion unterscheiden, je nachdem bei dieser in erster Linie der Rumpf und Schwanz oder die Extremitäten als Motor funktionieren. Zum erstgenannten Typus gehören die *Crocodylia*, *Cetacea* und *Ichthyosauria*, zum andern die *Plesiosauria* und die *Chelonia*.

Die Schwimmbewegung der Crocodyliden kommt namentlich durch seitliche Schwanzschläge zustande, die von der Schwanzwurzel wellenförmig zum Hinterende verlaufen. Wenn in einer ersten Phase die Schwanzwurzel nach rechts ausschlägt, bildet die Rumpfachse zugleich einen leicht nach links konvexen Bogen; Kopf und Hals aber sind gleichzeitig etwas nach rechts abgebogen. Wenn die Schwanzwurzel in einer zweiten Phase nach links ausschlägt, werden gleichzeitig Kopf und Hals nach links abgedreht; die Rumpfachse ist dafür nach rechts leicht konvex geworden. Dann folgt wieder die erste Phase usw. Bei rascher Fortbewegung sind die Vorderbeine eng an den Rumpf angelegt. Autopodium und Zeugopodium der hintern Extremität sind als Ganzes mehr oder weniger parallel der Rumpfachse nach hinten ausgestreckt, während dagegen das Stylopodium nach hinten und außen gerichtet ist. Bei langsamer Lokomotion können die Extremitäten mehr oder weniger nach der Seite ausgestreckt werden und dienen dann als Balance-Apparate. Während des Schwimmens funktionieren die hintern Extremitäten auch als Steuer; für die Lokomotion als solche haben sie aber höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung. Es handelt sich also um eine Form jener primitiven Art der Fortbewegung, welche man bei vielen Urodelen und bei der Meerechse *Amblyrhynchus* findet, und die B ö k e r (1935) als S c h l ä n g e l s c h w i m m e n bezeichnet hat. Morphologisch kommt es vor allem in der muskelkräftigen Ausbildung des laterad komprimierten Schwanzes zum Ausdruck. Da der Schwanzquerschnitt ventral breiter ist als dorsal, kommt eine schwach hypobathische Wirkung zustande, was für die Atmung von Bedeutung ist, weil auf diese Weise beim Schwimmen leicht die Nasenöffnung über die Wasserfläche erhoben werden kann.

Wie schon im Kapitel VI festgestellt wurde, wird offenbar mit zunehmender Anpassung ans Wasserleben die Rumpflänge relativ zur Länge der Extremitäten größer (oder umgekehrt werden die Extremitäten relativ zur Rumpf-



länge kürzer). Bei fortschreitender Anpassung ans Schlängelschwimmen kommt eine beschleunigte Verkürzung der vordern Extremitäten zustande, weil sie bei dieser Fortbewegung funktionslos sind, so wie das in Abb. 29 c und d für *Gavialis gangeticus Gmelin* und die parallele Anpassung eines Teleosauriden *Mystriosaurus bollensis Cuv.* gezeigt wurde.

Der Hauptstamm der Crocodiliden entfaltete sich, wie schon von H u e n e (1933) betont, aus einer terrestrischen Wurzel. Im Laufe des Mesozoikums sind des öftern Seitenzweige des Hauptstammes mehr und mehr ins Wasserleben eingepaßt worden: *Teleosauridae*, *Metriorhynchidae*, *Gavialidae*, *Crocodylidae* usw.

Die »Procrocodilia« und Crocodilia erlauben uns folgende Stufen der Lokomotion zu unterscheiden:

1. *Procrocodilia*: Bipedie. Wahrscheinlich arboricole Sprungbipedie, kombiniert mit Sohlenklettern der hintern Extremität, ähnlich wie bei *Scleromochlus*.
2. *Crocodilia*:
  - a) Stammgruppe: Kriechschreiten.
  - b) Spezialisierte Gruppen: Kriechschreiten in mehr oder weniger hohem Maße, kombiniert mit Schlängelschwimmen.

Tabelle 6: Längenmaße in Prozenten der Rumpflänge von Metatarsale + Phalangen zur Abb. 30.

		Rumpf	1. Zehe	2. Zehe	3. Zehe	4. Zehe	5. Zehe
<i>Archaeornis siemensii</i>	mm	40?	26	34	38	36 ?	
<i>Dames</i> (B ö k e r 1929)	%	100	65	85	95	90	
<i>Otocryptis bivittata</i>	mm	33	7	14	23	32	7
<i>Wiegman</i> (B ö k e r 1929)	%	100	21,21	42,42	69,69	96,96	21,21



## VIII. Zusammenfassung der Resultate

1. Die Schwielen an den Krallenanlagen der Crocodiliden sind rein epidermale Bildungen, für welche nach dem Vorschlag von Prof. K ä l i n die Bezeichnung *Epidermisschwiele* angewendet wird. Die Epidermisschwielen zeigen bei den vorliegenden Embryonen verschiedener Genera unterschiedliche Gestalten. Die Epidermisschwiele wird noch vor dem Auschlüpfen fast völlig rückgebildet, indem sie sich in unregelmäßigen Bruchstücken ablöst.

2. Die Entwicklung der Kralle zeigt namentlich an Material von *Crocodylus porosus* S c h n e i d. und *Melanosuchus niger* S p i x deutlich, daß die Kralle der Crocodiliden ein primär einheitliches Ganzes darstellt. Die Annahme von S e i f e r t (1942), daß die Amniotenkralle ganz allgemein aus zwei primär unabhängigen Gebilden aufgebaut sei, kann für die Crocodiliden nicht bestätigt werden. Die Crocodilidenkralle ist wie die Amphibienkralle und, nach den untersuchten Krallen von *Podocnemys unifilis* T r o s c h. zu urteilen, wahrscheinlich auch die Kralle der Schildkröten ein primär einheitliches Ganzes. Der Homologisierung von Crocodiliden- und Amphibienkralle steht also nichts im Wege. Beide werden als *Primordialkralle* (einfache Kralle) bezeichnet.

3. Aus dem Vergleich der verschiedenen Krallentypen ergibt sich eine Homologisierung, welche von der Theorie S e i f e r t s wesentlich abweicht. Es können zwei Haupttypen von Krallen unterschieden werden:

- a) *Einfache Kralle* (Primordialkralle).
- b) *Zusammengesetzte Kralle*, bestehend entweder aus Primordialkralle und sekundärer Krallensohle (*Lacertilia*, *Mammalia* p. p. und wahrscheinlich die *Chelonia*) oder dem dorsalen Teil der Primordialkralle (primäre Krallenplatte) und sekundärer Krallensohle (*Mammalia* p. p. und wahrscheinlich *Aves*).

4. Die von S t e i n e r gegebenen Homologisierungen in Carpus und Tarsus von »Caimanen« können für *Crocodylus porosus* S c h n e i d. im wesentlichen bestätigt werden. Da aber das Centrale ulnare distale nicht festgestellt werden konnte, ist seine Anlage bei *Crocodylus* möglicherweise unterdrückt. Dasselbe gilt für die beiden Centralia fibularia, für das Centrale tibiale distale sowie für Carpale distale 1 und Tarsale distale 1.

5. Der Verschmelzungsmodus der sich vereinigenden Elemente von Carpus und Tarsus wird genauer untersucht. Das Verschmelzungsprodukt von Centrale radiale proximale, Radiale und Intermedium wird als *Synradiale* dasjenige der übrigen Centralia als *Syncentrale* bezeichnet. Für das Verschmelzungsprodukt von Centrale tibiale proximale, Tibiale und Inter-

medium wird die Benennung *Syntibiale*, für die vereinigten Fibulare und Pisiforme der Name *Synfibulare* in Vorschlag gebracht.

6. Es werden für Vorder- und Hinterextremität sechs Ossifikationsstufen unterschieden.

7. Die Phalangenformel der rezenten Crocodiliden lautet im adulten Zustand meistens für die Vorderextremität 2, 3, 4, 4, 3 für die hintere Extremität 2, 3, 4, 5, 0. Die Endphalanx der vierten Zehe ist bis dahin meistens übersehen worden, weil sie wahrscheinlich zeitlebens allgemein knorpelig bleibt. Echte Hyperphalangie konnte an meinem Material nur am fünften Finger von *Caiman crocodilus* *Laur.* und *Gavialis gangeticus* *Gmelin*, sowie an der vierten Zehe von *Crocodylus porosus* *Schneid.* festgestellt werden. Bei *Crocodylus robustus* *Jordan* und *Alligatorellus beaumonti* *Jordan* aus dem obern Jura liegt ebenfalls eine echte Hyperphalangie des fünften Fingers vor (je vier Phalangen).

8. Für verschiedene Crocodiliden werden die wichtigsten Proportionen des Extremitätenskelettes in bildlichen Indices dargestellt und dabei zum Teil mit der Rumpflänge in Beziehung gesetzt. Drei Entwicklungsstufen von *Crocodylus porosus* *Schneid.* zeigen, daß die Extremitäten relativ zur Rumpflänge schrittweise kürzer werden. Das Längenwachstum von Metacarpalia und Metatarsalia übertrifft hier dasjenige der Finger und Zehen. Die fortschreitende Einpassung ins Wasserleben kommt wohl im allgemeinen in einer fortschreitenden Verlängerung des Rumpfes relativ zur Extremitätenlänge zum Ausdruck. Bei *Gavialis gangeticus* *Gmelin* ist, offenbar im Zusammenhange mit ihrer Funktionslosigkeit bei rascher Fortbewegung im Wasser, die Vorderextremität besonders schwach und kurz geworden.

9. Es werden in Gemeinschaft mit Professor Kälin verschiedene Argumente angeführt, welche zur Annahme berechtigen, daß die Stammform der *Crocodylia* (*Sphensuchus*gruppe innerhalb der Ordnung der *Pseudosuchia*) wahrscheinlich eine arboricole Sprungbipedie gepflegt habe.

10. Ein Film, der im Zoologischen Garten Zürich aufgenommen wurde, zeigt durch die gewonnenen Zeitlupenaufnahmen, daß die Lokomotion der rezenten Crocodiliden auf dem Lande weitgehend vom typischen Schreitkriechen lacertoider Reptilien abweicht. Das vordere Autopodium ist digitigrad, das hintere plantigrad oder semiplantigrad. An das Schreiten der Säugetiere erinnert vor allem die Tatsache, daß das vordere und hintere Stylopodium im Ablauf der Bewegungsphase Positionen einnimmt, die gesamthaft der vertikalen Stellung viel näher kommen als der horizontalen. Das vordere Autopodium wird beim Abheben schrittweise aus der digitigraden in die unguligrade, das hintere Autopodium aus der plantigraden oder semiplanti-

graden Stellung über die unguigrade ebenfalls in die digitigrade Position gebracht. Die vordere und hintere Extremität werden kreuzweise alternierend vorgesetzt (gleichzeitig das vordere Autopodium der einen und das hintere der andern Seite). Wegen der weitgehenden Annäherung an das Schreiten der Säugetiere soll diese Lokomotion als *Kriechschreiten* bezeichnet werden. Die typische Fortbewegung im Wasser ist das *Schlängelschwimmen*, wobei der Schwanz als Motor funktioniert. Die vordern Extremitäten sind dabei funktionslos, die hintern dagegen dienen als Steuer. Es lassen sich innerhalb der *Procrocodilia* und *Crocodilia* folgende Typen der Lokomotion feststellen:

*I. Procrocodilia*: Bipedie (wahrscheinlich arboricole Sprungbipedie, kombiniert mit Sohlenklettern der hintern Extremität, ähnlich wie bei *Scleromochlus*).

*II. Crocodilia*: a) *Stammgruppe*: Kriechschreiten.  
b) *Spezialisierte Gruppen*: Kriechschreiten in mehr oder weniger hohem Maße kombiniert mit Schlängelschwimmen.

## IX. Literaturverzeichnis

- ABEL, O., Palaeobiologie. Stuttgart 1912.
- Stämme der Wirbeltiere. Berlin-Leipzig 1919.
- AMMON, L., VON, Über jurassische Crocodile aus Bayern. Geogn. Jh. 1905.
- ARTHABER, G. von, Beiträge zur Kenntnis der Organisation und der Anpassungserscheinungen des Genus *Metriorhynchus*. Beitr. Pal. u. Geol. Österreich-Ungarns und Orients. Bd. XIX, 1906.
- BRANDT, Symbolae sirenologicae. Mém. Ac. St. Petersb. (6. e. ser.) Sci. nat. T. V. 1849.
- BOAS, J. E. V., Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere. Morphol. Jb. Bd. 9, 1884.
- Zur Morphologie der Wirbeltierkralle. Morph. Jb. Bd. 21, 1894.
- Krallen (inkl. Nägel, Hufe, Klauen). Handb. vergl. Anat. Wirbelt. Bd. 1. Berlin-Wien 1931.
- BÖKER, H., Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie. J. Orn. Bd. 75, 1927.
- Einige Ergebnisse einer biologisch-anatomischen Forschungsreise in Nordbrasilien. Anat. Anz. Bd. 67, 1929.
- Einführung in die vergleichend biologische Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1935.
- BORN, G., Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jb. B. 2, 1876.
- BRONN, H. G., KAUP, J. J., Abhandlungen über die gavialartigen Reptilien der Lias-Formation. Stuttgart 1842.
- Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6, Abt. III, Reptilien. Leipzig 1890.
- BROOM, R., A new Crocodilian genus (*Notochampsia*) from the upper Stromberg beds of South-Africa. Geol. Mag. 1904.
- BRUHNS, F., Der Nagel der Halbaffen und Affen. Morph. Jb. Bd. 40, 1910.
- CUVIER, G., Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes T. IV. 5ième partie. Paris 1812.
- FRAAS, E., Die Meerkrokodilier (*Thalattosuchia*) des obern Jura unter spezieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. Palaeontogr. Stuttgart. Bd. 49, 1902.
- FREUND, L., Die Osteologie der Halicorefflosse. Z. wiss. Zool. Bd. 77, 1904.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. I. Heft. Carpus und Tarsus. Leipzig 1864.
- Zur Morphologie des Nagels. Morph. Jb. Bd. 10, 1885.
- GOEPPERT, E., Zur Phylognese der Wirbeltierkralle. Morph. Jb. Bd. 25, 1898.
- GÖLDI, E., Hufförmige Verbreiterungen an den Krallen von Crocodilembryonen. Zool. Anz. 1900.
- HAUGHTON, S. H., The Fauna and Stratigraphie of the Stormberg Series Ann. S. Afr. Mus. Bd. XII, 1924.
- HAUSMANN, W., Über Bau, Wachstum und Entwicklung der Krallen der Säugetiere. Leipzig 1899.
- HOEPEN, E. C. VAN, Contributions to the knowledge of the Reptiles of the Karoo-Formation. Ann. Transv. Mus. V. 1915.



- HOLMGREN, N., On the origin of the tetrapod limb. Acta zool. Stockholm 1933.
- The origin of the tetrapod limb. Acta zool. Stockholm 1939.
- HOWES, B., Observations upon the morphology and genesis of supernumerary phalanges, with special references to those of *Amphibia*. Proc. zool. Soc. London 1888.
- HUENE, F. VON, Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten von Krokodilen. Biol. Zbl. Bd. 33, 1913.
- Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. u. palaeontol. Abh. Bd. 13 (17), 1914.
- Die Bedeutung der *Sphenosuchus*gruppe für den Ursprung der Krokodile. Z. ind. Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 38, 1925.
- Versuch zur Stammesgeschichte der Krokodile. Zbl. Mineral. geol. Pal. 1933.
- HUXLEY, Th., Notes on the specific and generic Characters of recent *Crocodylia*. Proc. Linn. Soc. London 1860. Vol IV, pt. 1.
- KÄLIN, J., Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Krokodilenschädels. Zool. Jb. Bd. 57, 1933.
- Ganzheitliche Morphologie und Homologie. Fribourg, Universitätsbuchhandlung. 1941.
- KOKEN, E., Die Dinosaurier, Krokodiliden und Sauropterygier des norddeutschen Wealden. Pal. Abh. Bd. 3, Heft 5, 1886/87.
- KUHN, O., Die Crocodilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales bei Halle. N. Acta Leop. Neue Folge. Bd. 6, 1938.
- KÜKENTHAL, W., Über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jb. 1891.
- Zur Entwicklung des Handskelettes des Krokodils. Morph. Jb. Bd. 19, 1893.
- LEBOUCQ, H., Recherches sur la morphologie de la main chez les mammifères marins: Pinnipèdes, Cétacés, Siréniens. Arch. biol. 1889.
- Über die Hyperphalangie bei Säugern. Anat. Anz. 1896.
- Über die Entwicklung der Fingerphalangen. Anat. Anz. 1899.
- LORTET, L., Les reptiles fossiles du bassin du Rhône. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon. T. V. 1892.
- LUNDVALL, H., Färbung des Skelettes in durchsichtigen Weichteilen. Anat. Anz. Bd. 62, 1927.
- LYDDEKER, R., Note on the Hordwell and other Crocodilians. Geol. Mag. N. S. III. 1887.
- Note on *Hylaeochampsia*. Geol. Mag. N. S. III. 1887.
- MARTINOTTI, L., Tecnica per lo studio del processo della corneificazione della cute allo stato normale e patologico. Z. wiss. Mikrosk. Bd. 41, 1924.
- MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie. 1824.
- MÜLLER, L., Zur Nomenklatur der südamerikanischen Caimanarten. Zool. Anz. Bd. 58, 1923.
- NAEF, A., Die Gestalt als Begriff und Idee. Handb. vergl. Anat. Wirbelt. Bd. 1. Berlin-Wien 1931.
- NAUCK, E. Th., Extremitätenskelett der Tetrapoden. Handb. vergl. Anat. Wirbelt. Bd. 5. Berlin-Wien 1938.
- NOPSCA, F. v., Die Familien der Reptilien. Fortschritte der Geologie und Palaeontologie. Bornträger. Berlin 1923.

- OGUSHI, K., Anatomische Studien an der japanischen, dreikralligen Lippenschildkröte. Morph. Jb. Bd. 43, 1911.
- RATHKE, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
- ROMEIS, B., Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 14. Aufl. München-Berlin 1943.
- RYDER, J. On the development of the *Cetacea*, together with a consideration of the probable homologies of the flukes of Cetaceans and Sirenians. Unit. States Comm. Fish & Fisheries. 1885.
- SCHAFFER, J., Lehrbuch der Histologie und der Histogenese. Wien 1933.
- SCHMIDT, W. J., Studien am Integument der Reptilien. Zool. Jb. Anat. Bd. 39, 1916.
- SCHUMACHER, S. VON, Grundriß der Histologie des Menschen. Wien 1941.
- SEIFERT, R., Studien zur Morphologie und Phylogenie der Wirbeltierkrallen. Z. wiss. Zool. Abt. A. Bd. 155, 1942.
- SJÖGREN, S. J., Die Entwicklung des Hand- und Fußskelettes bei *Chamaeleon bitaeniatus Elliotti*. Morph. Jb. 1941.
- SMITH-WOODWARD, A., A new Dinosaurian (*Scleromochlus taylori* gen. et spec. nov.) from the Trias of Lossiemeth Elgin. Quart. J. geol. Soc. London 1907.
- STEINER, H., Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskeletts. Acta zool. Stockholm 1922.
- Über embryonale Hand- und Fußskelettanlage bei den Krokodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogelflügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapodenanlage. Rev. Suisse Zool. 1934.
- STÖHR, Ph., Lehrbuch der Histologie. 24. Aufl. Jena 1940.
- STRAUCH, A., Synopsis der gegenwärtig lebenden Krokodiliden. Mém. Ac. Sci. St. Petersburg. S. 7. T. X. 1867.
- VOELTZKOW, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Biologie und äußere Körperform von *Crocodylus madagascarensis* Grand. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 26. Straßburg 1899.
- ZANDER, R., Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch. Anat. Physiol. Anat. Abt. 1884.
- ZIETSMANN, O., Betrachtungen zur vergleichenden Anatomie der Säugetierkrallen. Morph. Jb.. Bd. 50, 1919.
- ZITTEL, K. A., Handbuch der Palaeontologie. Bd. III. München-Leipzig 1887—90.
- Grundzüge der Palaeontologie. 2. Abt. Vertebrata. München-Berlin 1923.

Abkürzungen nach Periodica zoologica. Bearbeitet von Prof. C. Apstein und K. Wasikowski. Leipzig 1938.

## Curriculum vitae

Am 19. Juni 1911 wurde ich, P. L u d w i g K n ü s e l O. S. B., in Rotkreuz (Zug) geboren. Hier besuchte ich die Primarschule. Meine Gymnasialstudien machte ich an der Kantonalen Lehranstalt Sarnen. Nach absolvierter Maturitätsprüfung im Sommer 1932 oblag ich dem Studium der Theologie in Muri-Gries di Bolzano (Italien). Im Herbst 1937 folgte die Immatrikulation an der naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Freiburg in der Schweiz. Vom Herbst 1942 bis Sommer 1943 lehrte ich Zoologie und Botanik an der Kantonalen Lehranstalt Sarnen.

Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen folgender Herren Professoren und Dozenten: B l u m (Botanik), B ü c h i (Museumskunde), C h a r d o n n e n s (Analytische Chemie), D e s s a u e r (Physik), d e D i e s b a c h (Organische und anorganische Chemie), M. l l e D u p r a z (Pädagogik), K ä l i n (Zoologie, Vergleichende Anatomie), M ü l l e r (Physiologie), U r s p r u n g (Botanik), W e b e r (Mineralogie).

Das Thema zur vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. J. K ä l i n, unter dessen Leitung sie ausgeführt wurde. Ihm, sowie allen meinen Professoren danke ich für alles, was sie mir geboten haben. Mein Dank gilt auch allen jenen, die mir das Studium ermöglicht haben, namentlich dem Kloster Muri-Gries.



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 2.  
Lateralansicht. (Vergr. ca. 3-fach.)



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1.  
Dorsalansicht der linken Hinterextremität.  
(Vergr. ca. 8-fach.)



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1.  
Dorsalansicht der rechten Vorder-  
extremität. (Vergr. ca. 8-fach.)



*Weigeltisuchus geiselensis* O. Kuhn.  
Hufförmige Endphalanx. Natürl. Größe.  
(Nach O. Kuhn 1938.)





*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4.  
Dorsalansicht der rechten Vorder-  
extremität. (Vergr. ca. 5-fach.)



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4.  
Ventralansicht der rechten Vorder-  
extremität. (Vergr. ca. 5-fach.)



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4.  
Dorsalansicht der rechten Hinterextremität.  
(Vergr. ca. 5-fach.)



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4.  
Ventralansicht der rechten Hinter-  
extremität. (Vergr. ca. 4-fach.)



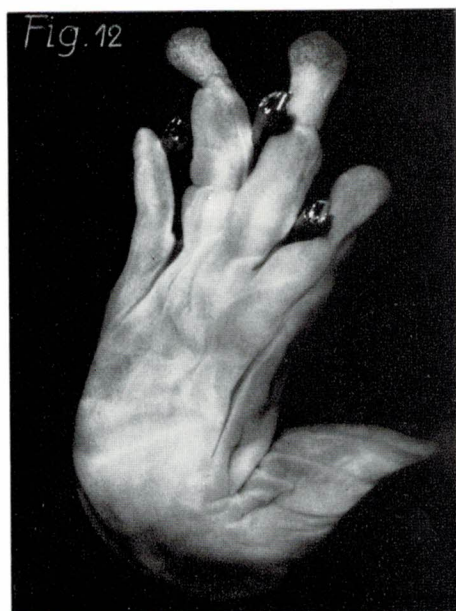
*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6.  
Dorsalansicht der linken Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 5,5-fach.)



*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6.  
Ventralansicht der linken Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 5,5-fach.)



*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6.  
Dorsalansicht der rechten Hinterextremität. (Vergr. ca. 5,5-fach.)



*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6.  
Ventralansicht der rechten Hinterextremität. (Vergr. ca. 8-fach.)

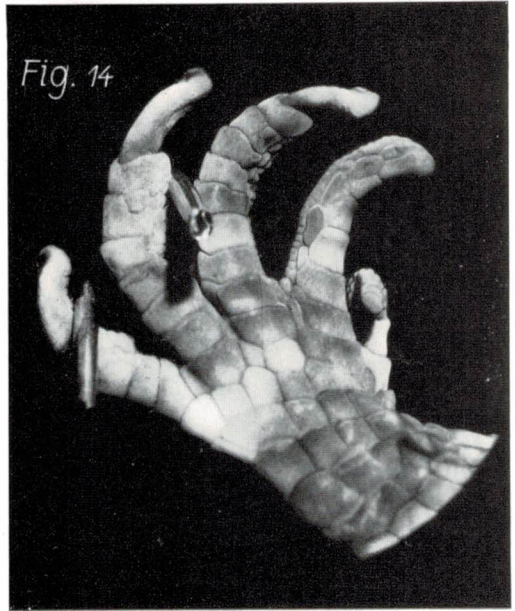


Fig. 13



*Melanosuchus niger* Spix Nr. 1.  
Ventralansicht der rechten Vorder-  
extremität. (Vergr. ca. 8-fach.)

Fig. 14



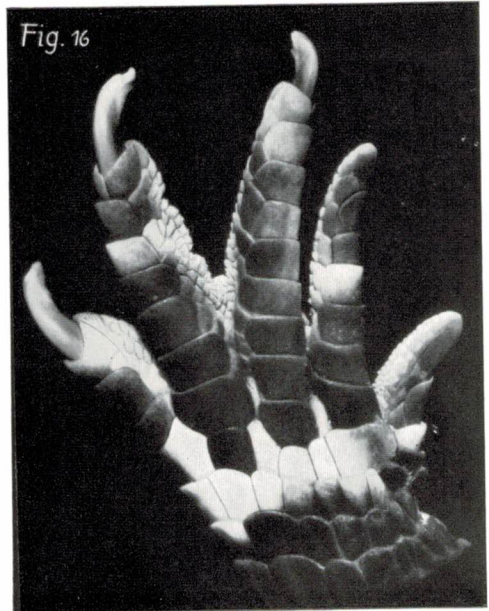
*Melanosuchus niger* Spix Nr. 1.  
Dorsalansicht der rechten Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 5-fach.)

Fig. 15



*Melanosuchus niger* Spix Nr. 1.  
Lateralansicht der rechten Hinter-  
extremität. (Vergr. ca. 8-fach.)

Fig. 16



*Caiman latirostris* Dau d. Nr. 2.  
Dorsalansicht der rechten Vorderextremität.  
(Vergr. ca. 4-fach.)



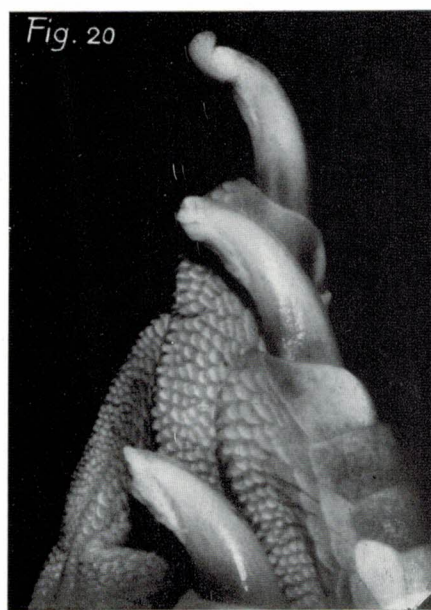
*Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2.  
Ventralansicht der rechten Vorder-  
extremität. (Vergr. ca. 4-fach.)



*Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2.  
Dorsalansicht der linken Hinter-  
extremität. (Vergr. ca. 4-fach.)



*Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2.  
Ventralansicht der linken Hinter-  
extremität. (Vergr. ca. 4-fach.)



*Caiman latirostris* D a u d. Nr. 2.  
Lateralansicht der rechten Hinter-  
extremität. (Vergr. ca. 5-fach.)



Fig. 21



*Crocodylus cataphractus* Cu v. Nr. 1.  
Kralle von lateral. (Vergr. ca. 15-fach.)

Fig. 22



*Crocodylus cataphractus* Cu v. Nr. 1.  
Kralle von ventral. (Vergr. ca. 15-fach.)

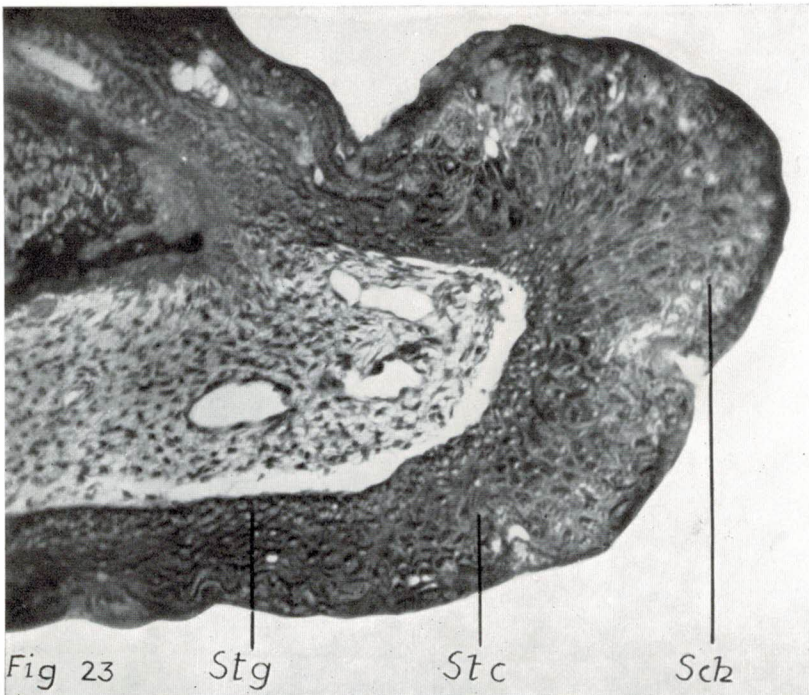


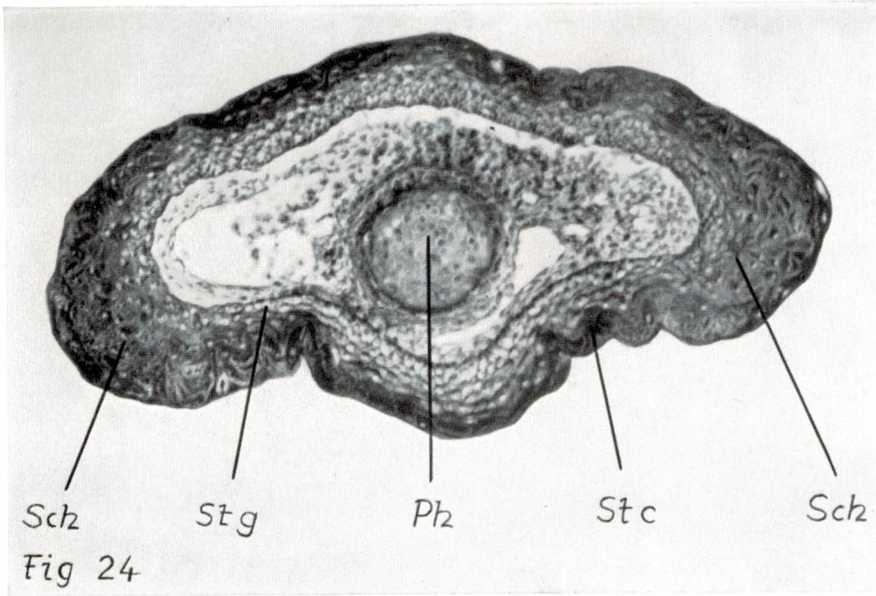
Fig 23

Stg

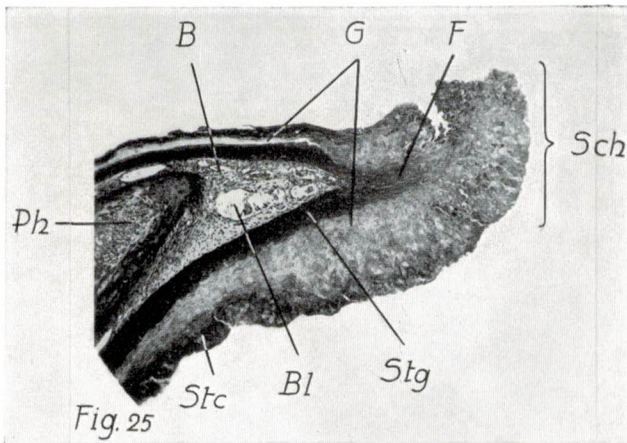
Stc

Sch

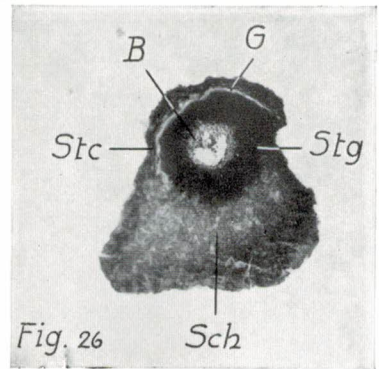
*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6. Längsschnitt durch die Epidermisschwiele der ersten Zehe.  
(Vergr. ca. 130-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.) Ph = Endphalanx  
Stg = Stratum germinativum, Stc = Stratum corneum, Sch = Epidermisschwiele.



*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 6. Querschnitt durch die Epidermisschwiele der dritten Zehe.  
(Vergr. ca. 130-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.)  
Bezeichnungen wie bei Fig. 23.

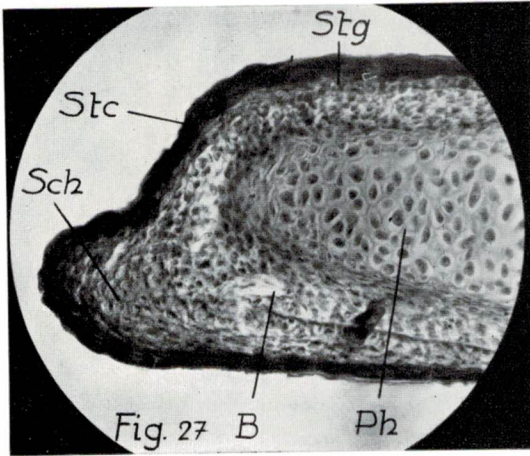


*Melanosuchus niger* Spix Nr. 1. Längsschnitt durch die Epidermisschwiele der zweiten Zehe. (Vergr. ca. 45-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.)  
Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; F = Fortsatz des Stratum germinativum in die Epidermisschwiele; Sch = Epidermisschwiele; G = Gelbe Schicht; Stc = Stratum corneum; Bl = Bluträume.

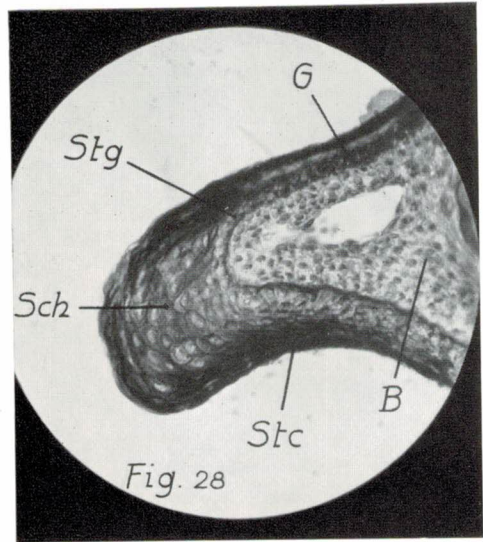


*Melanosuchus niger* Spix Nr. 1. Querschnitt durch die Epidermisschwiele des ersten Fingers. (Vergr. ca. 45-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.) B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = Gelbe Schicht; Stc = Stratum corneum; Sch = Epidermisschwiele.

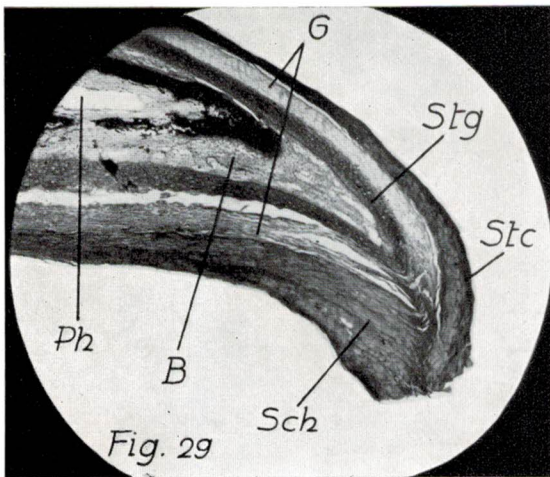




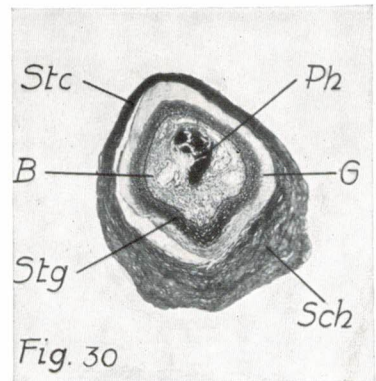
*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1. Längsschnitt durch die Epidermisschwiele. (Vergr. ca. 250-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.) Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Sch = Epidermisschwiele; Stg = Stratum germinativum; Stc = Stratum corneum.



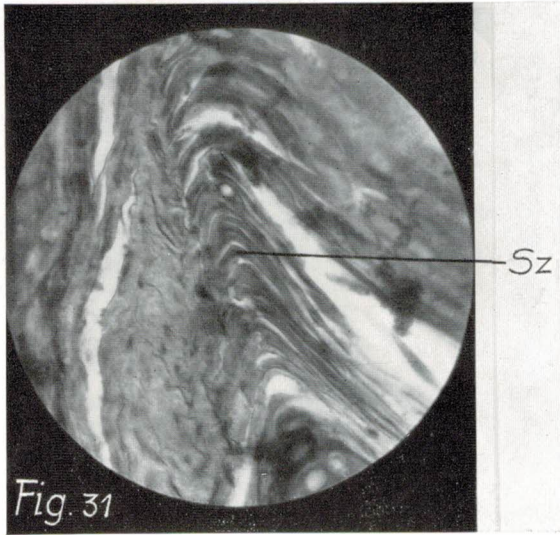
*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 1. Laterale Partie eines Querschnittes durch die Epidermisschwiele. (Vergr. ca. 250-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.) G = Gelbe Schicht. Alle andern Bezeichnungen wie bei Fig. 27.



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4. Längsschnitt durch die Krallenanlage. (Vergr. ca. 45-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin. Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = Gelbe Schicht; Stc = Stratum corneum; Sch = Epidermisschwiele.

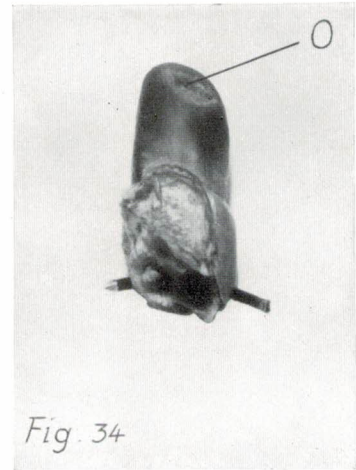


*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 4. Querschnitt durch die Krallenanlage. (Vergr. ca. 45-fach.) Färbung und Bezeichnungen wie bei Fig. 29.



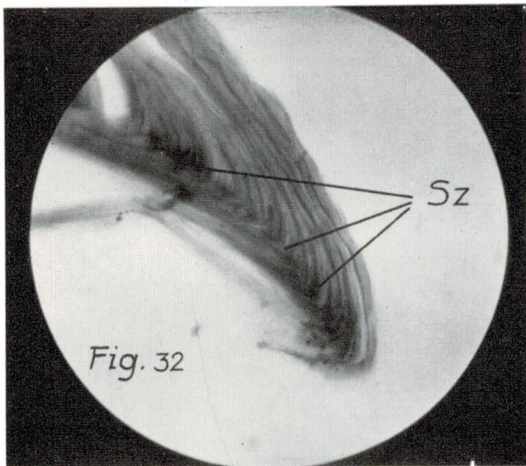
*Crocodylus porosus* Schneid Nr. 4. Partie aus dem Längsschnitt von Fig. 29. (Vergr. ca. 310-fach. Färbung wie bei Fig. 29.)

Sz = »Scheitelzelle«.

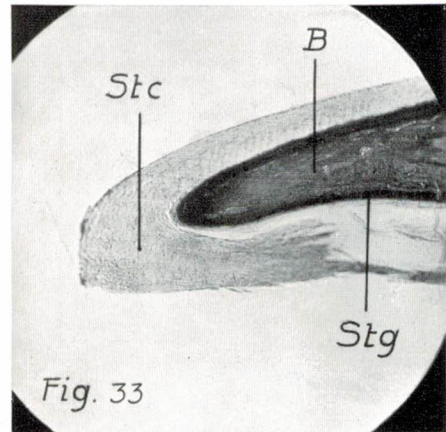


*Alligator mississippiensis* Daud. Nr. 5. Ventralansicht der Kralle. (Vergr. ca. 3-fach.)

O = Eröffnetes »Ausfüllhorn«.

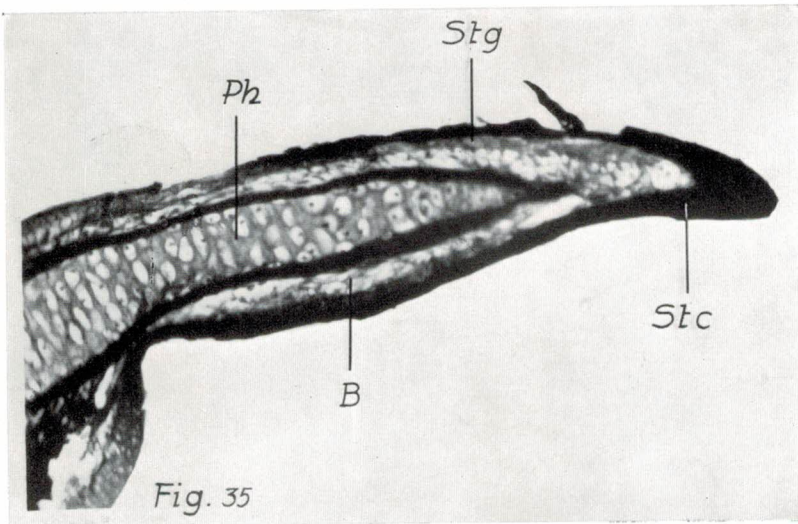


*Crocodylus cataphractus* Cu v. Nr. 1. Partie eines Längsschnittes durch die Krallenanlage. (Vergr. ca. 300-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer]-Pikronigrosin.) Sz = »Scheitelzellen«.

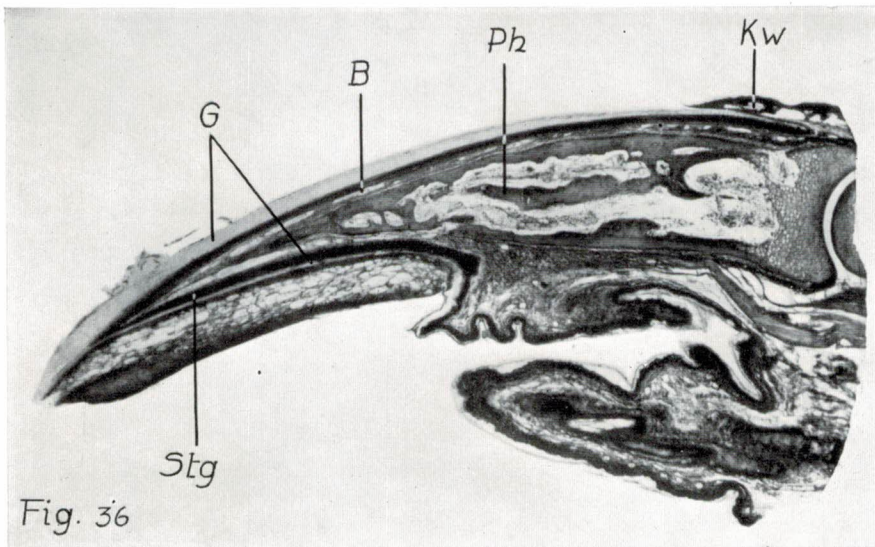


*Alligator mississippiensis* Daud. Nr. 1. Längsschnitt durch die distale Partie der Kralle. (Vergr. ca. 50-fach. Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pikronigrosin.) B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; Stc = Stratum corneum.

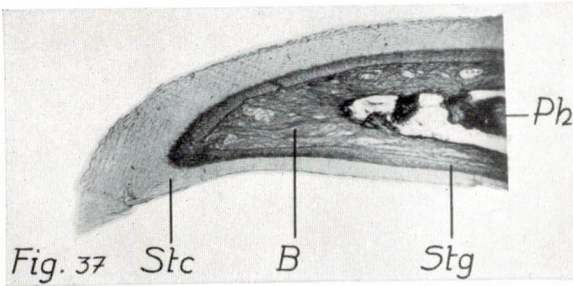




*Xenopus laevis* D a u d. Längsschnitt durch die Kralle. Vergr. ca. 125-fach. Färbung: Haemalaun-[P. M a y e r] Pikronigrosin.) Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; Stc = Stratum corneum.

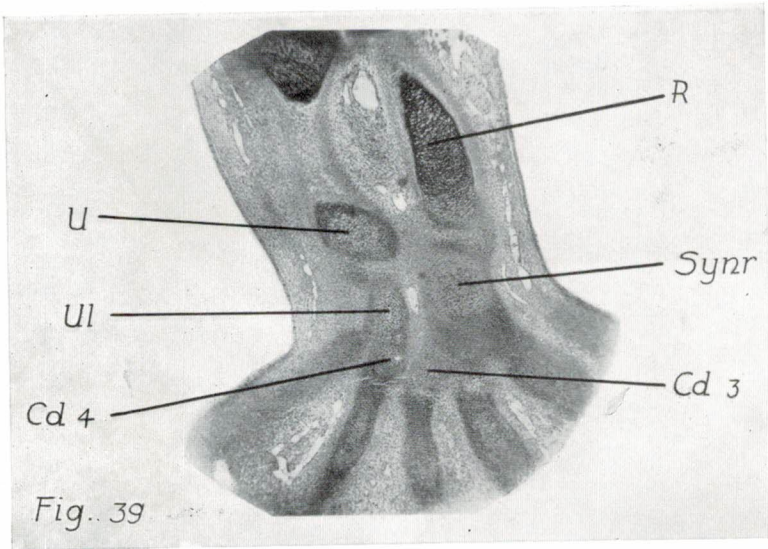
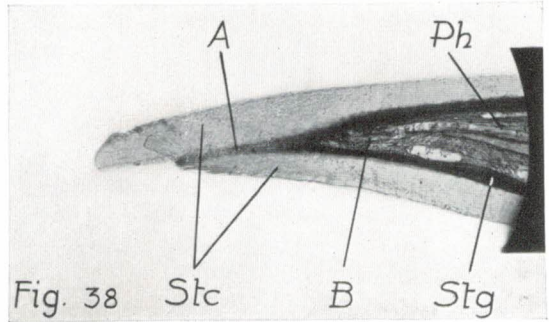


*Podocnemys unifilis* T r o s c h. Nr. 1. Längsschnitt durch die Krallenanlage. (Vergr. ca. 35-fach. Färbung: Haemalaun-[P. M a y e r] Pikronigrosin.) Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = Gelbe Schicht; Kw = Krallenwall.

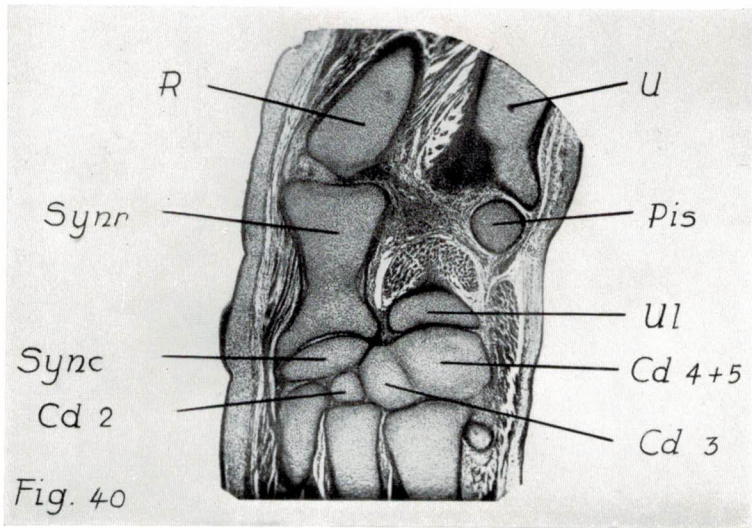


*Podocnemys unifilis* Trosch. Nr. 2.  
Längsschnitt durch die distale Partie  
der Krallenanlage. (Vergr. ca. 50-fach.  
Färbung: Haemalaun-[P. Mayer] Pi-  
kronigrosin.) Ph = Endphalanx; B =  
Bindegewebe; Stg = Stratum germina-  
tivum; Stc = Stratum corneum.

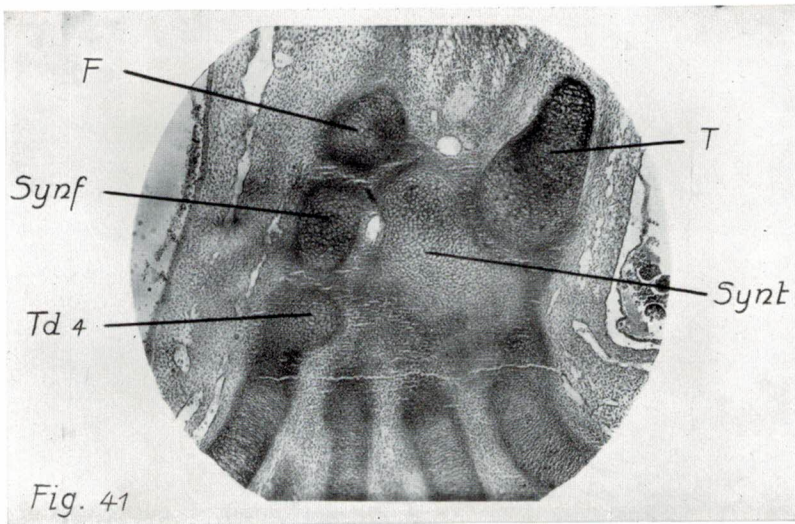
*Trionyx sinensis* Wgm. Längsschnitt  
durch die distale Partie der Kralle.  
(Vergr. ca. 50-fach. Färb.: Haemalaun-  
[P. Mayer] Pikronigrosin.) Ph = End-  
phalanx; B = Bindegewebe; A = Aus-  
füllhorn; Stg = Stratum germinativum;  
Stc = Stratum corneum.



*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 2. Horizontalschnitt durch den Carpus. (Vergr. ca.  
45-fach. Färbung: Boraxkarmin-Mucikarmin.) R = Radius; U = Ulna; Synr = Synradiale;  
Ul = Ulnare; Cd 3 = Carpale distale 3; Cd 4 = Carpale distale 4.

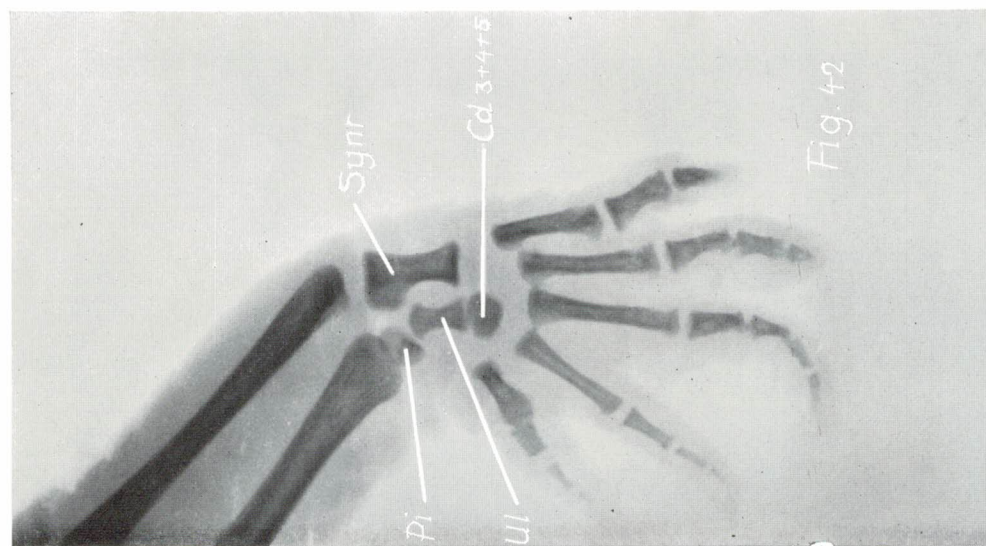


*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 1. Horizontalschnitt durch den Carpus. (Vergr. ca. 25-fach. Färbung: Boraxkarmin-Bleu-de-Lyon-Bismarckbraun.) R = Radius; U = Ulna; Synr = Synradiale; Ul = Ulnare; Pis = Pisiforme; Sync = Syncentrale; Cd 2 = Carpale distale 2; Cd 3 = Carpale distale 3; Cd 4 + 5 = Carpale distale 4 und 5.

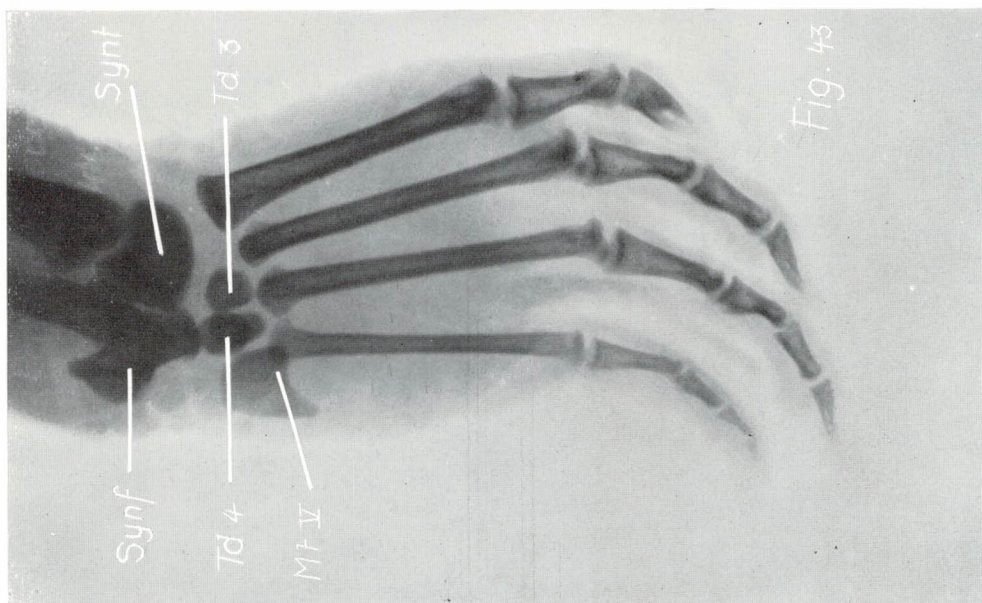


*Crocodylus porosus* Schneid. Nr. 2. Horizontalschnitt durch den Tarsus. (Vergr. ca. 45-fach. Färbung wie bei Fig. 39). T = Tibia; F = Fibula; Synf = Synfibulare; T = Tarsale distale 4; Synt = Syntibiale.



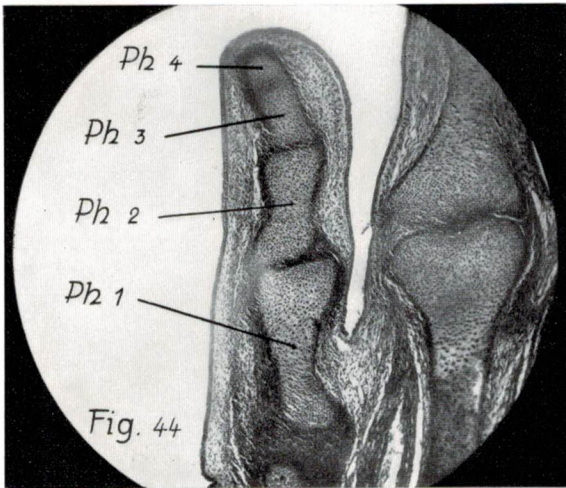


*Crocodylus americanus* Laur. Röntgenaufnahme der linken Vorderextremität. Synr = Synradiale; Ul = Ulnare; Pi = Pisiforme; Cd 3 + 4 + 5 = Carpale distale 3 und 4 und 5.

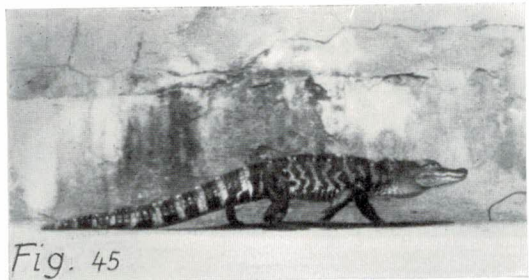


*Crocodylus americanus* Laur. Röntgenaufnahme der linken Hinterextremität. Synf = Synfibulare; Synf = Synfibulare; Td 3 = Tarsale distale 3; Td 4 = Tarsale distale 4; Mt V = Metatarsale V.

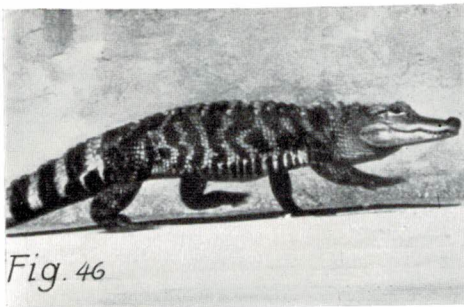




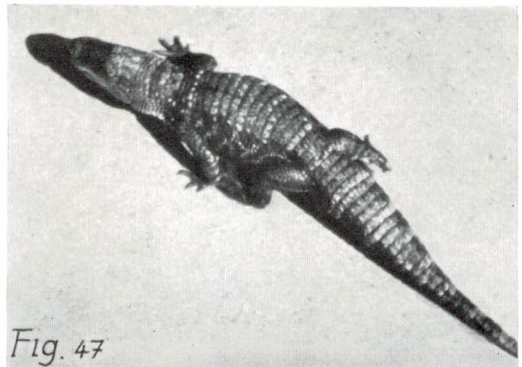
*Caiman crocodilus* Laur. Nr. 3.  
Horizontalschnitt durch den fünften  
Finger. (Vergr. ca. 55-fach. Färbung:  
Boraxkarmin, Bleu de Lyon-Bismarck-  
braun.) Ph 1—4 = Phalanx 1—4.



*Alligator mississippiensis* Daud.  
Kriechschreiten. Unguligrade Position  
der rechten Hand.



*Alligator mississippiensis* Daud.  
Kriechschreiten. Korrelation der Be-  
wegungen von vorderer und hinterer  
Extremität.



*Alligator mississippiensis* Daud.  
Kriechschreiten.

